PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, **A. ERNST**-ZÜRICH, **H. v. GUTTENBERG**-ROSTOCK,
R. HARDER-GÖTTINGEN, **W. SCHUMACHER**-BONN, **G. TISCHLER**-KIEL

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND **OTTO RENNER**

43. BAND, 3. HEFT

MIT 17 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 20. FEBRUAR 1954)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1954

Planta (Berl.)

Preis DM 17.80

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik.

Begründet 1925. Herausgegeben von *W. Ruhland, H. Winkler.* Berlin, Springer. Bis Band 21 als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E: Planta".

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä., von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim*, oder an

Professor Dr. Otto Renner, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzinger Straße 67.*

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251
und
Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 2440

Vertriebsvertretung im Ausland:

Lange, Maxwell & Springer Ltd., 242 Marylebone Road, London N.W.1

43. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 3. Heft

Seite

Mader, H., Untersuchungen an Korkmembranen. Mit 5 Textabbildungen . . 163

Schötz, F., Über Plastidenkonkurrenz bei Oenothera. Mit 10 Textabbildungen 182

Kuchar, K. W., Über die Anwendbarkeit von Alkalinitäts- und CO_2-Bestimmungen zur Beurteilung der Assimilation submerser Pflanzenbestände. Mit 2 Textabbildungen 241

Laibach, F., u. A. Zenker, Zur Kältebeeinflussung der Blütenbildung bei Langtagpflanzen 250

Planta, Bd. 43, S. 163—181 (1954).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Erlangen.

UNTERSUCHUNGEN AN KORKMEMBRANEN *.

Von

HANS MADER.

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 1. Oktober 1953.)

A. Einleitung.

Über die Vorgänge, die sich in den Korkzellen nach dem Abgliedern vom Phellogen abspielen, wissen wir nur, daß diese Zellen wahrscheinlich noch eine kurze Zeit am Leben bleiben. Die zahlreichen Bearbeiter des Korkes untersuchten mit wenigen Ausnahmen vor allem die fertigen Korkzellen und beachteten die heranwachsenden nicht. So berichtet unter anderen v. HÖHNEL sehr ausführlich über Anatomie und Morphologie des Korkes. Das Korkgewebe einer Pflanze besteht im allgemeinen aus 5—10 Zellreihen. Seine randlichen Zellen sind infolge Dilatation tangential gedehnt. Zellteilungen finden nicht mehr statt. Jede Membran besteht aus 3 Schichten, die erste ist die primäre Mittellamelle; durch Apposition (FREY-WYSSLING) wird zunächst allseitig die sekundäre Suberin- und danach die tertiäre Kohlenhydratlamelle gebildet (SCHNEE, MYLIUS); letztere fehlt zuweilen. Mittel- und Tertiärlamelle können verholzen, aber sie sind nie mit Korkstoffen inkrustiert. Über den Inhalt junger Korkzellen ist nur bekannt, daß SANIO körniges Plasma feststellte, während v. HÖHNEL und SCHNEE in einigen Pflanzen Chlorophyll fanden, das sonst im allgemeinen fehlt. In abgestorbenen Korkzellen mit dünnen Membranen befindet sich in der Regel Luft; dickwandige sind um so mehr mit Gerbstoffen und Phlobaphenen vollgepfropft, je näher sie an der Oberfläche liegen. Teilweise haften an Zellwänden Plasmareste und desorganisierte Zellkerne (SCHNEE). Spezifische Inhaltsstoffe finden sich seltener; hierher gehören das Betulin der Birke, das nadelförmig kristallisierende Ceresin des Flaschenkorkes und in den Korkzellen von *Larix europaea* ein cochenillerotes Harz; noch seltener kommt der oxalsaure Kalk vor, der sonst im Rindengewebe weit verbreitet ist (v. HÖHNEL).

Die allgemein bekannten physikalischen Eigenschaften des Korkes beziehen sich meist auf das tote Gewebe. Sein geringes spezifisches Gewicht ($d = 0{,}1$—$0{,}2$) ist durch die in den Zellen eingeschlossene Luft bedingt. Der Kork ist nicht hygroskopisch und undurchlässig für die meisten Stoffe (Süß- und Meerwasser, Salzlösungen, Öle, organische und mineralische Säuren, falls letztere nicht oxydierend wirken). Atmosphärische Angriffe bleiben wirkungslos (RIBAS-MARQUÈS, 1952; weiterhin als RIBAS zitiert). Seine Elastizität kommt nicht der Korkmembran zu, denn diese ist spröde; gewöhnlich ist nur eine Dehnung um weniger als 2% möglich, ehe die Zellwände reißen. Sie scheint im cellularen Aufbau des Gewebes begründet zu sein (SCHWENDENER, RIBAS). Die Quellbarkeit der toten Suberinlamelle ist gering (PFEFFER). Für Wasser muß aber eine Permeabilität der lebenden und der toten Zellmembran vorhanden sein; das zeigen die Versuche von NÄGELI und EDER mit Kartoffeln und von HABERLANDT mit 2jährigen Zweigen verschiedener Holzgewächse. Die oft beschriebene Impermeabilität der toten

* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Erlangen.

Korkhaut dürfte vielleicht darauf beruhen, daß viel zu niedrige Drucke angewendet wurden. So gelang es PFEFFER durch eine dünne Korkschicht der Kartoffel Wasser zu saugen; der hierzu verwendete osmotische Druck von angefeuchtetem Salpeter oder Kaliumsulfat dürfte ungefähr 70 Atm entsprechen. SCHNEE konnte mit 5%iger Kaliumnitratlösung die jüngsten Korkzellen plasmolysieren. Über die Permeabilität der reifen Korkmembran für Elektrolyte und Anelektrolyte ist nichts bekannt.

Der optisch negative Charakter der Korkmembran in bezug auf die tangentiale Richtung der Zellwände wurde von AMBRONN festgestellt. Die Doppelbrechung ist durch die Einlagerung von kristallinen Substanzen, mutmaßlich von Wachsen bedingt. Durch Erhitzen der Membran schmelzen diese, so daß die Eigenbrechung der Cellulose zum Vorschein kommt. ANDERSEN dagegen machte das Cutin für das optisch negative Verhalten der Cuticula verantwortlich. M. MAYER konnte aber durch Mikroschmelzversuche nachweisen, daß dieses Verhalten schmelzbaren Wachsen zukommt. Das Cutin ist isotrop. Für das Suberin der Korkzellwände liegen ähnliche polarisationsoptische Analysen noch nicht vor, jedoch dürfen wir annehmen, daß auch der Korkstoff Suberin isotrop ist, da kleinste Teilchen des Korkwachses Friedelin optisch aktiv sind, genau so wie die Membranwachse, die die optische Aktivität der Cuticula bedingen.

Zur Untersuchung des Lebenszustandes verkorkter Zellen brachte SCHNEE sie in 5%ige Kaliumnitrat- und 30—50%ige Rohrzuckerlösung. Meistens war die 1. tangentiale Korkzellreihe nach dem Phellogen plasmolysiert, also noch lebend, bei manchen Objekten auch noch die 2. und 3. Zellreihe. In *Hakea suaveolens* fand SCHNEE ein sehr günstiges Objekt, das teilweise bis zur 6. tangentialen Reihe lebende Zellen aufwies. Das Bonner Dreifarbenverfahren ergibt in den jüngsten tangentialen Zellreihen normale Kerne; die der 2. und 3. Zellreihe zeigten bereits eine starke Lichtbrechung, die SCHNEE als Desorganisierung deutet.

Von Chemikern sind seit BRUGNATELLI (zitiert bei CZAPEK) viele Analysen über die Zusammensetzung des Korkes durchgeführt worden. Man hat eine Reihe von Trennungs- und Extraktionsverfahren ausgearbeitet, die aber bis heute nicht die Möglichkeit geben, reines Suberin darzustellen, da seine Trennung von der Cellulose ohne gleichzeitigen Abbau nicht möglich ist (KLEIN). Die Analysenergebnisse über die Zusammensetzung des Korkes aus Suberin, Cellulose und Lignin sind sehr schwankend. Das ist wahrscheinlich auf die Herkunft des Korkes, sein verschiedenes Alter und die Arbeitsmethoden beim Aufschließen zurückzuführen. Es liegt die Vermutung nahe, daß Korksubstanzen sich mit dem Alter ändern (RIBAS). Umstritten ist, ob das Suberin in eine Cellulosegrundlage eingebettet ist oder eine einheitliche Lamelle im Aufbau der Pflanzenmembran darstellt. VAN WISSELINGH erreichte durch Erwärmen von Schnitten in Glycerin auf 300° eine Zersetzung der Fettsäuren des Suberins. Er bewies damit, daß eine einheitliche Suberinlamelle ohne Cellulosegrundlage besteht. Von chemischer Seite werden VAN WISSESINGHS Befunde immer wieder verneint (ZEMPLÉN, RIBAS), da der Chemiker nicht die einzelne Membranlamelle, sondern das gesamte Flaschenkorkpulver analysiert. Diese Ergebnisse lieferten eine Reihe von Substanzen, die bis jetzt aber keine klare Vorstellung von der Konstitution des Suberinmoleküls ermöglichten. Bestimmt dürfen wir das Suberin nach den bisherigen Erkenntnissen als eine hochmolekulare Verbindung ansehen, die wahrscheinlich durch Polymerisation, Kondensation oder Esterbildung aus verschiedenen höheren Fettsäuren und vielleicht auch Glycerin gebildet wird. Die Ergebnisse der Röntgenanalyse sprechen für eine polymerisierte aliphatische Verbindung (PRINS).

Behandelt man den Rohkork mit Lösungsmitteln, so erhält man nach RIBAS 2 Stoffgruppen. Die Extraktion mit warmem Wasser liefert Zucker, Tannine usw., die nicht weiter untersucht sind; die Extraktion mit neutralen organischen

Lösungsmitteln ergibt Wachse, Sterine, freie Säuren und Glyceride. Die wichtigsten Wachsalkohole sind das Cerin und das Friedelin. Wachse sind am Aufbau des Suberinmoleküls nicht beteiligt, sie sollen aber wesentlich die Eigenschaften des Korkes mitbestimmen. Nach ihrer Entfernung aus dem Kork läßt dieser Wasser eintreten und wird runzlig (RIBAS). Als Verseifungsprodukte des Korkes erhält man eine Reihe von Fettsäuren, die alle wasserunlöslich sind und einer höheren Kohlenwasserstoffreihe angehören als die üblichen Reservestoffettsäuren. Es sind zum größten Teil gesättigte und ungesättigte Mono- und Dicarbonsäuren, die Oxygruppen enthalten (ZETSCHE-SONDEREGGER, ZETSCHE-WEBER). Der stark ungesättigte Charakter drückt sich in der durchschnittlichen Jodzahl der Säuren des Suberins aus, die mit 58 bestimmt wurde (STOCKAR). Ihrer Konstitution nach bekannt sind Phellon-, Phloin- und Suberinsäure (RIBAS). Es ist fraglich, ob die isolierten Säuren in dieser Form im Kork vorliegen; wahrscheinlich sind sie Spaltprodukte höherer Oxysäuren, wie es für die Korksäure bereits feststeht (BOUILLON LA GRANGE, zitiert bei CZAPEK). Auch die Möglichkeit einer Polymerisation der Phellonsäure in der Hitze und unter Luftzufuhr spricht hierfür (GISLON, v. SCHMIDT, zitiert bei RIBAS). Das Vorhandensein von Glycerin im Reinkork wird einerseits verneint (ZETSCHE und ROSENTHALER), anderseits behauptet. KÜGLER fand unter den Verseifungsprodukten des Korkpulvers einen Glyceringehalt von 2,65%, RIBAS und BLASCO 6—7% und STOCKAR 1,1%. Diese verschiedenen Ergebnisse dürften ihre Ursache in der Herkunft und im Alter des Korkes haben. RIBAS gelang es nachzuweisen, daß der Glyceringehalt von jungem Kork um 10,5% höher ist als derjenige von älteren Schichten.

Diese neuen Anschauungen der Chemiker, daß mit dem Alter des Korkes wahrscheinlich auch eine physikalische und chemische Veränderung der Korksubstanz einhergeht, stehen die Untersuchungen der Histologie gegenüber, die bei Färbungen mit Sudan III die gleiche Intensität der Rottönung in allen Korkmembranen feststellen. Auch die Resistenz gegen konzentrierte Schwefelsäure und Chromsäure ist überall die gleiche. Hieraus schließt SCHNEE auf dieselbe Beschaffenheit junger und alter Korkmembranen. Die wenigen Tatsachen aber, die z. B. über deren Permeabilität, über den Lebenszustand der Zellen oder den verschiedenen Glyceringehalt vorliegen, lassen vermuten, daß in den Korkmembranen Veränderungen physikalischer und chemischer Art vor sich gehen müssen, die einen wesentlichen Einfluß auf den Lebenszustand der Korkzellen haben. Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist, vermehrten Einblick in diese Veränderungen zu erhalten. Zu diesem Zweck wurden neben Färbungen anatomische und polarisationsoptische Untersuchungen an Korkmembranen durchgeführt[1].

B. Anatomische Untersuchungen.

Kleine Rindenstückchen diesjähriger Zweige von *Laburnum Vossii hort.* und *Laburnum vulgare* wurden mit Chromosmiumsäure (FLEMMING-BENDA) 2 Std fixiert, gründlich mit Wasser ausgewaschen, in der üblichen Weise in Paraffin eingebettet, dann mit dem Mikrotom geschnitten und für Kernbeobachtungen nach FEULGEN gefärbt (ROMEIS). Handschnitte aus Frischmaterial zeigten das gleiche wie die Mikrotomschnitte.

Die jüngsten von der Phellogenzelle (Initiale) abgegebenen Korkzellen habe sehr dünne radiale Wände, die häufig durch das Schneiden

[1] Herrn Professor Dr. SCHWEMMLE sei an dieser Stelle für die Anregung zu dieser Arbeit und deren stete Förderung gedankt.

zickzackförmig zusammengedrückt werden. Die Phellogenzellen zeigen das gleiche Bild. Weiter entwickelte Zellen, die aber Sekundär- und Tertiärlamelle noch nicht angelagert haben, besitzen dagegen sehr feste radiale und tangentiale Wände, von denen die innere tangentiale Membran stark in das Lumen der Initiale vorgewölbt ist. Dieses Stadium, prallgefüllte Zellen mit gestrafften Wänden, wird ohne Anlagerung der sekundären Wand beibehalten, bis diese Zelle die Größe der zuvor abgegliederten, bereits ausgebildeten erreicht hat; ja sehr oft sind diese jungen heranwachsenden Korkzellen in der radialen Ausdehnung noch größer als die nach außen folgenden ausgebildeten Korkzellen. Eine Zellwandstreckung bis zum doppelten der ursprünglichen Länge nach Angliederung der Suberinlamelle (SANIO) konnte nicht beobachtet werden.

Ist mit Farbstoffen die Anlagerung der Suberinlamelle festzustellen, so ändert sich auch das Verhalten der tangentialen Wände. Die äußere tangentiale Membran der Zelle wölbt sich oft in die vorher abgegebene Korkzelle, während an der inneren Zellwand der Druck zur Phellogenzelle nachläßt. In der Zwischenzeit hat die Initiale ihre normale Größe wieder erreicht. Meist findet die Abgliederung der nächsten Korkzelle erst dann statt, wenn die zuvor abgegebene Zelle ihre sekundäre und tertiäre Wand gebildet hat.

Die Kerne in den jungen, gerade vom Phellogen abgegliederten Korkzellen unterscheiden sich in Größe und Färbung nicht von denen der Phellogenzellen. Sie sind groß und erstrecken sich oft in der radialen Ausdehnung durch das ganze Lumen der Zelle. In den wachsenden jungen Korkzellen, die mit der tangentialen Wand in ihre Initiale vorgewölbt sind, nimmt die Kerngröße noch etwas zu, während in den Zellen, die bereits die Sekundär- und Tertiärwand angegliedert haben, die Kerne merklich kleiner sind als in den Phellogenzellen. In der 2. und vor allem in der 3. Korkzellreihe nach dem Phellogen findet man seltener Zellkerne; meistens sind es nur Reste, die stark lichtbrechend sind.

Mikrotomschnitte zeigen, daß das Plasma junger Korkzellen ohne Sekundärlamelle der Zellwand dicht anliegt, während es sich in den Zellen mit Sekundärlamelle, im Entwicklungszustand oder voll ausgebildet, deutlich von der Membran abhebt (Artefakt).

C. Verhalten der Korkzellen gegen Farbstoffe.

Alle Färbungen, ausgenommen die Osmiumimprägnationen, wurden an Handschnitten von *Laburnum Watereri Dipp.*, *Laburnum Vossii hort.* und *Laburnum vulgare* durchgeführt. Gefärbt wurde aus Phosphatpufferlösungen mit entsprechenden p_H-Werten (nach STRUGGER), in denen sich

der Farbstoff in einer Konzentration von 1:10000 befand. Die Schnitte lagen $^1/_2$ Std in der Farblösung, um anschließend in der Pufferlösung mit gleichem p_H ohne Farbstoff $^1/_2$ Std ausgewaschen zu werden. Die p_H-Werte wurden mit dem MERCKschen Spezial-Indicatorpapier bestimmt.

1. Färbungen mit Osmiumsäure. Für die Untersuchungen dienten dieselben Präparate wie für die Kernfärbungen. Nur die Membranen der wachsenden jungen Korkzellen, die im Begriff sind Sekundär- und Tertiärlamelle auszubilden, sind schwarz gefärbt (Abb. 1). Die Membranen der vom Phellogen eben gebildeten Zellen zeigen diese Schwarzfärbung nicht, so lange sie die Verdickungsschicht nicht ausbilden. In den älteren Korkzellen der 1. und 2. tangentialen Zellreihe mit Tertiärlamellen werden im allgemeinen nur die dem Lumen benachbarten Membranschichten gefärbt. Die Mittellamelle bleibt immer ungefärbt; an ihrem Rand zeigen sich wiederholt strichartige Schwärzungen. Korkzellen, die mit Osmium imprägnierte Membranen besitzen, haben einen normalen Zellkern; das Plasma dieser Zellen ist nicht gefärbt.

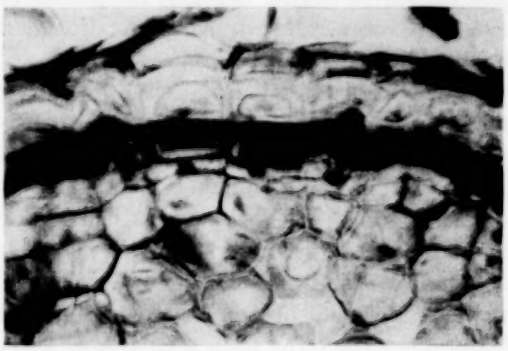

Abb. 1. *Laburnum Vossii hort.* Osmiumimprägnation in jungen Korkmembranen.

Die Imprägnation von Zellbestandteilen mit Osmium nach der Behandlung mit Chromosmiumsäure wird verschieden gedeutet (ROMEIS). Sicherlich erfolgt sie nur dann, wenn reduktionsfähige Stoffe vorhanden sind. In unserem Fall sind sie in den Membranen wachsender junger Korkzellen, die eben Suberin- und Tertiärlamellen ausbilden. Um zu prüfen, ob dies Gerbstoffe sind, wurden Handschnitte aus Frischmaterial in Wasser gekocht, mit destilliertem Wasser ausgewaschen und anschließend mit Chromosmiumsäure behandelt. Sie waren wie sonst gefärbt; auch eine $^1/_2$stündige Behandlung der imprägnierten Schnitte mit 3%igem Wasserstoffsuperoxyd ändert nichts an der Intensität der Färbung. Eine Reduktion durch Phenole und Kohlenhydrate kann ebenfalls nicht vorliegen, da diese Stoffe nach STOCKAR und ZEMPLÉN im Kork nicht vorkommen. Vermutlich ist die Reduktionsfähigkeit der Membranbestandteile durch Kohlenstoffdoppelbindungen bedingt. In den fertigen, nicht mehr anfärbbaren Korkzellen müssen sie verschwunden sein. Diese unterschiedliche Osmiumimprägnation läßt auf eine chemische Änderung der Korksubstanz beim Altern der Korkmembran schließen.

2. Färbungen mit Substantivfarbstoffen. Verwendet wurden Farbstoffe der Farbenfabriken Bayer, und zwar lauter Disazofarbstoffe, mit Ausnahme des Diazobraun G (Trisazofarbstoff). Das Molekulargewicht beträgt durchschnittlich 900—1000 (Sambesischwarz 600). Die wäßrigen Lösungen sind nach Mitteilung der Farbenfabriken Bayer im allgemeinen polydispers. Sambesischwarz D und Diazobraun G versprechen besonderen Erfolg; SCHWARZ erzielte mit ihnen Färbungsunterschiede in jungen und alten Cutinwänden. Das erstere fällt in saurer Pufferlösung bei $p_H = 4{,}6$ aus; ab $p_H = 5{,}2$ löst es sich vollkommen in rosenholzfarbenem Ton auf und geht bei $p_H = 6$ in Rotviolett über. Diazobraun G ergibt dagegen im sauren und alkalischen Bereich violette Lösungen. Neben Konzentrationen von 1 : 10000 wurden auch solche von 1 : 1000 verwendet.

a) *Sambesischwarz D*: Nach Farbstoffeinwirkung bei $p_H = 5{,}2$—10 färben sich die Membranen der 1. tangentialen Korkzellreihe gelb; die der Zellreihen 2, 3, 4 usw. sind um so schwächer gelb, je randlicher sie liegen. Der Gelbton ist in alkalischen Lösungen intensiver als in sauren; ebenso entwickelt sich in alkalischen Bädern die Membranfärbung bedeutend früher. In solchen tritt nach längerer Färbedauer (bis zu 2 Tagen) eine stärkere Tönung auf. Die Membranen der 1. und 2. Korkzellreihen werden orange bis rotbraun, während die weiter außen gelegenen ein stärkeres Gelb zeigen, aber kein Rotbraun. Die Wände der Parenchymzellen färben sich blau, die der Phellogenzellen violett, und auch die Phelloderm- und die in der Nähe des Phellogens gelegenen Parenchymzellwände weisen dieses Violett auf; älteres Holz hat rotbraune Farbe, während jüngeres violett ist.

b) Färbungen mit *Diazobraun G* ergeben nur im neutralen und alkalischen Bereich im Gelbton eine gleiche Differenzierung wie Sambesischwarz; jedoch ist die 1. tangentiale Zellreihe nur orangefarben; der rotbraune Ton, der bei Verwendung von Sambesischwarz auftritt, kommt hier auch bei längerer Färbedauer nicht zustande.

c) Färbungen mit *Brillantkongoblau 5R, Oxaminblau 5R, Oxaminblau 3BX, Diaminblau BB und Diaminschwarz BH konz.* geben nur in den Membranen der 1. Korkzellreihe eine schwachblaue Tönung; die Reihen 2, 3 usw. bleiben farblos. Holz und Parenchym sind kräftig blauviolett oder schwarz.

Zur Erklärung der unterschiedlichen Färbungen durch Substantivfarbstoffe dienten Modellversuche. Sambesischwarz D und Diazobraun G wurden in saurer, neutraler und alkalischer Pufferlösung mit Xylol ausgeschüttelt. Bei Lösungen mit p_H-Werten von 4—13 sind diese violett, das Xylol gelb. Je mehr die Wasserstoffionenkonzentration der Farblösung abnimmt, desto intensiver wird der Farbton des Xylols und der Pufferlösung. Gleichzeitig bildet sich an der Grenzfläche der

beiden Lösungsmittel eine starke, feintröpfige Emulsionschicht, die bei $p_H = 4{,}8$ rotbraun ist. Sie wird beim Ausschütteln aus Lösungen mit p_H-Werten ab 6,8 schwächer und tritt im alkalischen Gebiet fast nicht mehr auf. Aus stark sauren Farblösungen wird dagegen die Emulsion bereits bei $p_H = 4$ großtropfig, ist aber noch rotbraun. Bei $p_H = 2$ werden alle Teilchen des Sambesischwarz D an den Grenzflächen in der Emulsionschicht violett adsorbiert. Verwendet man dagegen Diazobraun G, so bleibt bei Pufferlösungen von $p_H = 2$ im Lösungsmittel noch Farbstoff zurück; es wird nicht wie bei Sambesischwarz D der gesamte Farbstoff adsorbiert. Die Löslichkeit einer lipophilen Komponente von Sambesischwarz D und Diazobraun G in Xylol ist also von der Wasserstoffionenkonzentration der Pufferlösung abhängig. Zugleich geht die Bildung einer Emulsionschicht zwischen den beiden Lösungsmitteln einher, die im schwach sauren Bereich ($p_H = 4{,}8$) am stärksten ist.

Die unter c verwendeten Farbstoffe zeigen beim Ausschütteln mit Xylol aus Pufferlösungen mit verschiedenen p_H-Werten keine lipoidlösliche Komponente.

In einer 2. Gruppe von Modellversuchen wurde als 1. Lösungsmittel die Pufferlösung, als 2. das normale Ölsäureglycerid, das Triolein, genommen. Sie zeigten das gleiche Ergebnis wie oben; nur ist die Emulsionschicht zwischen den beiden Lösungsmitteln bei allen Versuchen gleich stark und durchwegs feintröpfig.

Die ebenfalls von der Wasserstoffionenkonzentration abhängige Gelbfärbung der Korkmembranen durch Sambesischwarz D oder Diazobraun G muß wie die Gelbfärbung des Xylols und des Trioleins durch eine lipophile Komponente der Farbstoffe bedingt sein. Deren Löslichkeit ist in den Membranstoffen größer als in der Pufferlösung. Hier handelt es sich um einen physikalischen Vorgang, der mit dem Ausschütteln vergleichbar ist. Auf den gleichen Voraussetzungen beruhen die bekannten Färbungen des Korkes mit Fettfarbstoffen, wie Sudan III und Scharlach R (Zeiger). Das Substrat muß deswegen ein fettähnlicher Stoff sein; als solcher kommen Suberin und Korkwachs in Frage. Die schnellere Färbbarkeit der Membranen der 1. und 2. Korkzellreihen aus wäßrigen Farbstofflösungen im Gegensatz zu den randlichen Zellen hat ihren Grund in einer anderen Konsistenz des Substrats, vielleicht auch im verschiedenen Schmelzpunkt, so daß für die Färbung der randlichen Korkzellmembranen eine längere Zeit nötig ist. Färbt man dagegen Handschnitte, die vorher mit Alkohol entwässert und dann in Xylol gelegt wurden, mit der gelben lipoidlöslichen Komponente des Sambesischwarz D, so werden sofort die äußeren Zellreihen intensiv gelb, während die erste innere farblos bleibt, aber nach längerer Färbungsdauer schwachgelb erscheint. Vermutlich bereitet hier das Xylol das Substrat für den Eintritt des Farbstoffes vor,

ähnlich wie es mit alkoholischen Sudanlösungen bei der Anfärbung von Fetten, die einen höheren Schmelzpunkt als Zimmertemperatur besitzen, geschieht (ZEIGER). Bestärkt wird diese Ansicht durch die Tatsache, daß auch in wäßrigen Farbstofflösungen eine sofortige gleichmäßige Gelbfärbung in allen Membranen eintritt, wenn man den Schnitt erwärmt.

Neben dem beschriebenen Vorgang muß aber für die Orange- und Rotbraunfärbung der 1. und 2. Korkmembranen durch Sambesischwarz D oder Diazobraun G, und für die schwachblauen Tönungen durch die unter c genannten Stoffe noch eine Adsorption des nicht fettlöslichen Bestandteils von Sambesischwarz D und Diazobraun G an den Grenzflächen des Substrats einhergehen. Sie ist durch die Teilchengröße des Farbstoffes und den Zustand der Zellmembran begründet. Sollen cutinisierte und verkorkte Membranen mit Substantivfarbstoffen gefärbt werden, so muß für letztere ein hoher Dispersitätsgrad vorhanden sein (SCHWARZ). Wir erhalten in den Wänden der 1. und 2. Zellschicht keine dunklen Farben, sondern orange, rotbraune oder schwachblaue Töne, die durch Adsorption kleinerer Farbstoffteilchen hervorgerufen werden. Auch im älteren Holz zeigen sich nur diese Farben, während jüngeres stets tiefere Töne aufweist, die denen in Parenchymzellwänden gleichkommen. Interessant ist die Tatsache, daß auch bei längerer Färbungsdauer mit Diazobraun G in Korkmembranen nie das Rotbraun wie durch Sambesischwarz D erzielt wird. Hierfür kann das Molekulargewicht verantwortlich sein (Sambesischwarz D etwa 600, Diazobraun G etwa 915). Sambesischwarz D könnte dann mit dem kleineren Molekulargewicht leichter in das Substrat eindringen und die rotbraune Färbung erzielen. Versuchsreihen mit entsprechenden Farbstoffen wurden nicht durchgeführt.

Die Adsorption der kleineren Farbstoffteilchen aus der Lösung spricht für eine dichtere Struktur der Zellmembran. Das Vorhandensein von Hydroxylgruppen im Suberinmolekül ermöglicht die Adsorption von Wasser (MEYER und MARK), so daß die makromolekularen Membranstoffe im quellungsfähigen Zustand vorliegen. Im Entstehungszustand ist auch ein niedriger Polymerisationsgrad der makromolekularen Gerüststoffe anzunehmen, deren freie Carboxyl- und Hydroxylgruppen teilweise ein gelartiges System ermöglichen. Die Wände, die sich durch Sambesischwarz D rotbraun anfärben, zeigen an ungefärbten Handschnitten graue Zellmembranen, die sich von den randlichen deutlich abheben; v. GUTTENBERG schließt bei solchen Membranen auf einen höheren Wassergehalt. Das Vorhandensein des Quellungswassers und des gelartigen Zustandes würde die Adsorption der nicht lipoidlöslichen Farbstoffkomponenten erklären, denn diese werden im Modellversuch auch in der Emulsionschicht rotbraun

adsorbiert. Da die Färbungen stets zuerst in den Membranen der 1. und 2. Zellreihen auftreten und hier bei längerer Färbungsdauer intensiver werden, muß die Wandstruktur der randwärts gelegenen Zellen dichter sein; wahrscheinlich ist auch der hydrophile Charakter nicht mehr vorhanden, da schwachblaue Farbtöne, bewirkt durch die nichtlipoidlöslichen Farbstoffe, nie auftreten. Dies wird durch die Tatsache bekräftigt, daß bei Färbungen aus wäßrigen Lösungen eine sofortige gleichmäßige Gelbfärbung in allen Membranen eintritt, wenn das Substrat erwärmt wird, wobei auch die in den ersten beiden Membranen typische rotbraune und schwachblaue Färbung ausbleibt. Auch die schlechte Färbbarkeit der ersten beiden Korkzellmembranen mit der in Xylol gelösten lipoidlöslichen Farbstoffkomponente des Sambesischwarz D weisen auf den lipophoben Charakter dieser Membranen hin. Es ist anzunehmen, daß die Wandsubstanz der 1. und 2. Zellschicht durch das Erhitzen ihr kolloides System ändert, sich entmischt und in einen ähnlichen Zustand übergeht wie die randlichen Membranen, so daß nur noch die lipoidlösliche Komponente allein wirksam ist.

3. Färbungen mit Nilblausulfat und Neutralrot. In sauren und neutralen Pufferlösungen bis $p_H = 7{,}4$ ist Nilblausulfat vollständig blau gelöst, also in Ionen dissoziiert, während es in alkalischen ab $p_H = 7{,}6$ rotviolett und teilweise ausgefällt ist. Die Löslichkeit des Neutralrot darf als bekannt vorausgesetzt werden.

Bei Behandlung mit saurer *Nilblausulfatlösung* von $p_H = 2 - 5{,}5$ werden die Membranen der 1. Korkzellreihe weinrot, nicht aber die der 2. und folgenden. Sehr schnell und stark färben sich die Wände von wachsenden Korkzellen. Farblösungen von $p_H = 7 - 10$ bewirken in den Membranen der 1. Korkzellreihe eine ultramarine Tönung. Bleiben die Schnitte länger in der Lösung oder färbt man mit einer Konzentration 1 : 1000, so erhält man bei $p_H = 2$ vereinzelt auch schwachrosa Membranen in der 2. und 3. Zellreihe.

Versuche mit *Neutralrot* bei $p_H = 2 - 5{,}4$ ergeben auch bei längerer Behandlung keine Färbungen in den Korkmembranen. Dagegen sind die Membranen der 1. Zellreihe ab $p_H = 6{,}8$ kirschrot; in der 2. Zellreihe tritt bei längerer Einwirkung dieselbe Färbung auf.

Mit alkalischer Nilblausulfatlösung gefärbte Schnitte (1. Zellreihe ultramarinblau), in eine Pufferlösung $p_H = 2$ gelegt, entfärben sich nach ungefähr 2—6 Std, während Schnitte aus saurer Farblösung in alkalischer Pufferlösung ihre Farbe behalten. Ebenso entfärben sich mit Neutralrot behandelte Schnitte beim Einbringen in saure Pufferlösung.

Die Färbungen in den ersten Korkzellreihen sind also von den p_H-Werten der Pufferlösungen abhängig. Neutrale und alkalische Bäder färben blau, bzw. kirschrot, den Lösungen der dissoziierten Farbstoffe entsprechend. Die Membranen nehmen folglich das Farbstoffkation

auf. Hierfür sind freie saure Gruppen im Substrat verantwortlich. Diese Gerüstbildner dürften Carboxylgruppen der Suberinstoffe und der eingelagerten Wachse sein. Dagegen findet in saurer Lösung keine Aufnahme statt, da hier die Substratgruppen bereits durch Wasserstoffionen abgesättigt sind. Die Nichtfärbbarkeit der randlichen Korkmembranen schließt das Vorkommen von freien Carboxylgruppen aus. Sie sind wahrscheinlich durch Veresterungen verschwunden. Diese Färbbarkeit der inneren Membranen mit basischen Farbstoffen läßt auf selektive Kationenpermeabilität schließen.

Aber auch der kolloide Zustand des Substrats, der sich mit dem Alter des Korkes ändert, scheint wie bei den Färbungen mit Substantivfarbstoffen eine wichtige Rolle zu spielen. Löst man Nilblausulfat oder Neutralrot in einem Alkohol-Glyceringemisch, so färben sich in der Kälte in diesem Gemisch die inneren Membranen nur schwach oder gar nicht. Die Membranen der 2., 3. und folgenden Reihen färben sich in Nilblausulfat sofort ultramarinblau und in Neutralrot kirschrot. Die Intensität dieser Färbungen ist in den randlichen Membranen am stärksten. Die Gerüststoffe der Membranen der 1. Korkzellreihe weisen also den Farbstoff aus alkoholischen Lösungen ab. Färbt man dagegen aus solchen in der Hitze, dann zeigen alle Membranen gleiche und stärkere Farbintensität. In den Membranen der 1. Korkzellreihe dürfte in der Kälte das Quellungswasser im Substrat der Hinderungsgrund für die Färbung sein. In der Hitze findet dagegen eine Koagulation des Substrats statt, so daß ein ähnlicher Aggregatzustand vorliegt wie in den randlichen Membranen. Deren fettähnliche Substanzen werden in der Hitze in einen Zustand gebracht, der sie den Farbstoff aus der alkoholischen Lösung besser aufnehmen läßt als in der Kälte; denn in letzterer ist die Konsistenz dieser fettähnlichen Stoffe fester.

Bei Färbungen aus sauren Nilblausulfatlösungen werden im Gegensatz zu Neutralrot die Membranen der 1. Korkzellreihe weinrot. Modellversuche über die Löslichkeit von Nilblausulfat in verschiedenen Fetten und Ölen zeigen, daß Triglyceride, wie Triolein, Salatöl und Ricinusöl, mit saurer Nilblausulfatlösung ausgeschüttelt, aus der blauen Farblösung sich weinrot färben, im Bereich $p_H = 5—10$ braun bis rotbraun. Zwischen den beiden Grenzschichten bilden sich dabei stets breitere Emulsionschichten, die besonders stark im alkalischen Gebiet sind. Ölsäure und Leinöl färben sich dagegen blauviolett, wenn sie mit saurer Nilblausulfatlösung ausgeschüttelt werden. Bei Leinöl schlägt die Farbe ab $p_H = 7{,}6$ nach dunkelbraun um, während Ölsäure sich auch beim Ausschütteln aus alkalischen Lösungen blau färbt. Der weinrote Ton der Membranen der innersten Korkzellreihen läßt auf das Vorhandensein von fettartigen Stoffen schließen, die den Triglyceriden ähnlich sind. Freie Fettsäuren können auf Grund der Modellversuche

nicht vorhanden sein. Da Färbungen aus saurer Farbstofflösung in den 2. und weiter nach außen folgenden Korkzellreihen unterbleiben, müssen die fettartigen Stoffe in diesen Membranen in einem anderen Aggregatzustand vorkommen als in der 1. Korkzellreihe; wahrscheinlich in festere Konsistenz und mit einem höheren Schmelzpunkt. Diese Tatsache wird dadurch bestätigt, daß die gesamten Membranen sich blau färben, wenn die Schnitte in saurer Nilblausulfatlösung erhitzt werden. Es ergibt sich also dasselbe Bild wie bei Färbungen mit alkoholischer Nilblausulfatlösung in der Hitze. Vermutlich wird so auch in den jüngsten Zellreihen die endgültige Struktur der Korkmembranen erreicht.

D. Polarisationsoptische Untersuchungen.

Ambronn stellte fest, daß Korklamellen optisch anisotropes Verhalten zeigen. Er machte hierfür in die Korksubstanz eingelagerte kristalline Körper von wachsartiger Beschaffenheit verantwortlich, da die negative Doppelbrechung beim Erhitzen verschwindet. Die folgenden Untersuchungen sollen feststellen, ob diese Stoffe in den Membranen der alten und der jungen Korkzellen die gleichen Werte der Doppelbrechung besitzen[1].

Verwendet wurde der diesjährige Kork von *Laburnum Watereri Dipp.* Dieser hat 4—6 Korkzellreihen, so daß die Möglichkeit besteht, eine Differenzierung der einzelnen Korkwände zu erfassen. Die in der üblichen Weise hergestellten 10 μ dicken Mikrotomschnitte, mit Eiweißglycerin auf die Objektträger aufgeklebt, kamen in Pyridin, das in Wasser in jedem Verhältnis löslich ist. Nach 12, 24, 36, 48 und 60stündiger Extraktion im Soxhlet wurden die Schnitte 48 Std mit Wasser ausgewaschen, bis alles Pyridin aus den Präparaten entfernt war. Hierauf wurden die Schnitte in Wasser untersucht; zur Messung der Gangunterschiede diente ein Berek-Kompensator.

Zunächst wurde der optische Charakter der Membranlamellen einer nicht extrahierten Korkzelle bestimmt; als Bezugsrichtung wurde auf den Querschnittsbildern die Längsrichtung in den tangentialen Membranen festgelegt. Die Mittellamelle ist isotrop; die tangentiale Verdickungslamelle (sekundäre und tertiäre Lamelle) zeigt in einem breiteren Streifen *a* und *b* (Abb. 2), der der Mittellamelle anliegt, negative Doppelbrechung. Der schmälere, dem Zellumen anliegende Streifen *c* (Abb. 2) hat positive Doppelbrechung. Innerhalb der optisch negativen Schicht sind 2 Abschnitte zu erkennen; einer mit höheren Gangunterschieden (*a*, Abb. 2), der an die Mittellamelle anschließt, und ein

[1] Herr Prof. Dr. Ernst, Mineralogisches Institut der Universität Erlangen, und Herr Dr. Späth, Windsheim, stellten mir je ein Polarisationsmikroskop zur Verfügung, die Firma Ernst Leitz, Wetzlar, einen Berek-Kompensator. Dafür danke ich aufrichtig. Besonderer Dank gebührt Herrn Dr. Pfeiffer, Bremen, für die vielseitigen Anregungen.

anderer mit schwächeren (*b*, Abb. 2), der den Übergang zur optisch positiven Lamelle bildet. Die radialen Membranen zeigen dieselben anisotropen Schichten, nur besitzen sie stets das entgegengesetzte Vorzeichen wie die tangentialen, bezogen auf die oben festgelegte Richtung. Die Breite der Schichten variiert etwas; zwischen *b* und *c* ist keine scharfe Grenze. Teilweise haben sogar die gesamten tangentialen und radialen Lamellen negative Doppelbrechung.

Die Korkwände besitzen daher einen konzentrisch strahligen Aufbau, wobei die längeren Achsen der Indexellipsen in den Schichten nahe

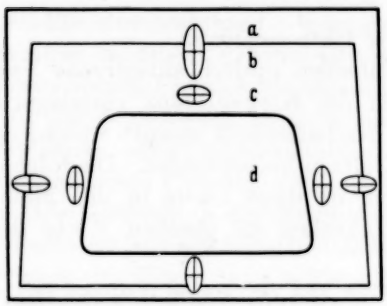

Abb. 2.

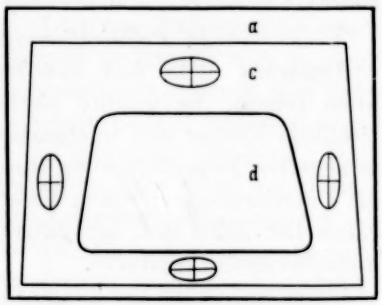

Abb. 3.

Abb. 2. Schematische Darstellung des Querschnitts einer Korkzelle (ohne Mittellamelle) mit der Lage der Indexellipsen: *a* Streifen mit stärkerer negativer Doppelbrechung, *b* Streifen mit schwächerer negativer Doppelbrechung, *c* Schicht mit positiver Doppelbrechung; zwischen den Schichten *b* und *c* keine scharfe Grenze, *d* Zellumen.

Abb. 3. Schematische Darstellung des Querschnitts einer extrahierten Korkzelle (ohne Mittellamelle) mit der Lage der Indexellipsen: *a* isotrope Suberinlamelle, *c* tertiäre Lamelle mit positiver Doppelbrechung, *d* Zellumen.

der Mittellamelle senkrecht zur Zellwand verlaufen (Abb. 2). Auf diesen konzentrischen Aufbau der Verdickungsschichten deuten auch die beim Mikroskopieren in normalem Licht erkennbaren Schichtungen hin.

Bei der mit Pyridin behandelten Korkzelle ist auf Querschnitten die Mittellamelle isotrop; an sie schließt eine sehr dünne, oft nur linienhaft ausgebildete anisotrope, und zwar optisch negative Schicht an. Diese ist nur bei Korkzellen, die längere Zeit extrahiert wurden, in den 1. und 2. Zellreihen zu beobachten; sonst fehlt sie. Es dürfte sich hier um nicht vollkommen extrahierte Reste handeln. Darauf folgt ein schmaler isotroper Streifen *a* (Abb. 3), die Suberinlamelle, und dann die breitere restliche Verdickungsschicht *c* (Abb. 3); sie zeigt durchwegs positive Doppelbrechung mit ähnlichen Gangunterschieden wie in den Parenchymzellwänden.

Durch die Behandlung der Schnitte mit Pyridin müssen Stoffe herausgelöst worden sein, die die negative Anisotropie bedingen. Im

Soxhlet konnte dieser Vorgang durch verschieden lange Einwirkung des Lösungsmittels Pyridin näher untersucht werden. Das Ergebnis ist in der Abb. 4 graphisch dargestellt. Die Ordinate gibt die Gangunterschiede für die negativen und positiven anisotropen Schichten an, auf der Abszisse sind die tangentialen Korkzellreihen eingetragen, in

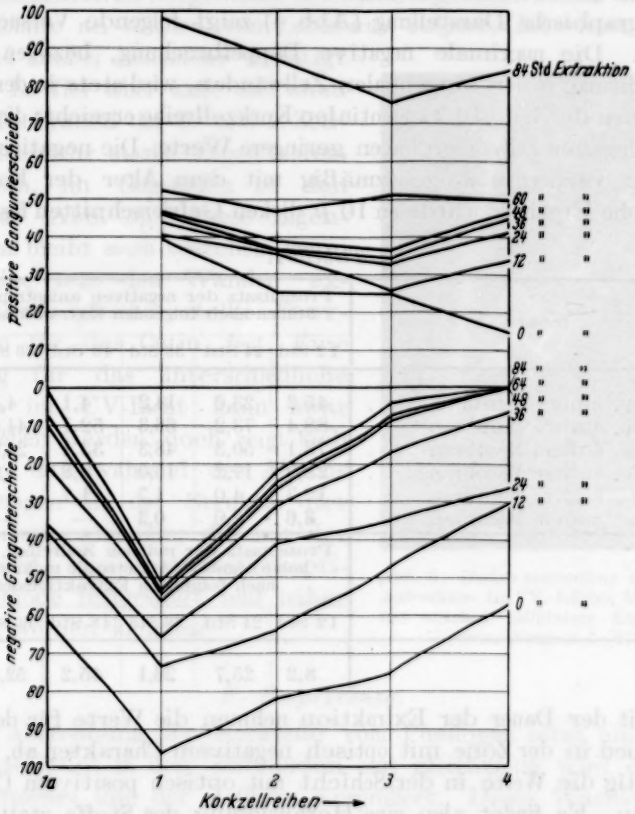

Abb. 4. Zunahme der positiven und Abnahme der negativen Gangunterschiede in den Korkmembranen nach längerer Extraktion.

denen die Gangunterschiede zu messen waren. Sie wurden nur für die breiteren tangentialen Membranen bestimmt, in denen, wie aus der Beschreibung der einzelnen Korkzelle hervorgeht, 2 anisotrope Schichten sind. In der 1. Korkzellreihe ist auch der Wert für die dem Phellogen anliegende Lamelle ermittelt und in die Tabelle unter Zellreihe 1a eingetragen worden. Für die Korkzellreihen 2, 3 usw. konnte auf die Eintragung dieses Wertes verzichtet werden, da er dem Gangunterschied in der breiteren tangentialen Membran der nächstjüngeren Korkzelle gleich ist. Um Mittelwerte zu erlangen, wurden nach 12-, 24-, 36-, 48-,

60- und 84stündiger Extraktion aus 4 Schnitten jeder Extraktionsserie je 4 beliebige radiale Zellreihen herausgegriffen und die Gangunterschiede ihrer Membranen bestimmt; dann aus den insgesamt 16 Zellreihen jeder Serie die Mittelwerte festgelegt und das Ergebnis durch eine 2. Versuchsreihe ergänzt, so daß die in der Abb. 4 angegebenen Werte aus je 32 Zellreihen gebildet sind.

Die graphische Darstellung (Abb. 4) zeigt folgende Versuchsergebnisse: 1. Die maximale negative Doppelbrechung, bezogen auf die Längsrichtung in den tangentialen Zellwänden, wird stets in den breiten Membranen der 1. und 2. tangentialen Korkzellreihe erreicht; die der auswärts gelegenen Zellreihen haben geringere Werte. Die negative Doppelbrechung variiert also gesetzmäßig mit dem Alter der Korkzellen. Das gleiche Ergebnis wurde an 10 μ dicken Gefrierschnitten festgestellt.

Tabelle 1.

In der	Prozentsatz der negativen anisotropen Membranen nach folgenden Extraktionszeiten					
	12 Std	24 Std	36 Std	48 Std	60 Std	84 Std
1. Zellreihe, innere Membran . . .	45,2	23,6	14,2	4,1	4,1	1,4
1. Zellreihe, äußere Membran . . .	88,4	73,2	66,3	52,1	44,4	21,5
2. Zellreihe, äußere Membran . . .	73,1	50,3	48,3	33,1	26,9	10,6
3. Zellreihe, äußere Membran . . .	28,9	17,2	15,0	8,8	4,9	2,4
4. Zellreihe, äußere Membran . . .	12,3	4,0	1,7	1,7	—	—
5. Zellreihe, äußere Membran . . .	3,6	2,0	0,3	—	—	—
	Prozentsatz der radialen Zellreihen, in denen keine negative Anisotropie mehr auftritt, nach folgenden Extraktionszeiten					
	12 Std	24 Std	36 Std	48 Std	60 Std	84 Std
	8,2	25,7	26,1	45,2	52,4	85,3

2. Mit der Dauer der Extraktion nehmen die Werte für den Gangunterschied in der Zone mit optisch negativem Charakter ab, während gleichzeitig die Werte in der Schicht mit optisch positivem Charakter zunehmen. Es findet also eine Herauslösung der Stoffe statt, die die negative Doppelbrechung bedingen. Sie geht am schnellsten in den randlichen Korkzellreihen vor sich, während in der 1. Reihe diese Stoffe schwerer herauszulösen sind. Dies ist in Tabelle 1 noch deutlicher dargestellt. Hierzu wurden an einem Schnitt die radialen Zellreihen ausgezählt und ermittelt, wie viele Zellen hiervon in der 1.—5. tangentialen Reihe negative Doppelbrechung haben und wie viele radiale Reihen nicht negativ doppelbrechend sind. Um relative Werte zu erhalten, wurde die Anzahl der Zellreihen mit negativer und die ohne negative Doppelbrechung prozentual berechnet. Die negative Doppelbrechung hat also die positive Eigenbrechung der Tertiärlamelle überlagert; die positive erreicht einen Gangunterschied, der ungefähr dem der Membranen der Parenchymzellen gleichkommt.

Orientierende Untersuchungen an *Hakea suaveolens*, *Mespilus germanica* und *Laburnum vulgare* zeigten ebenfalls, daß die maximale Doppelbrechung immer in den Membranen der 1. Korkzellreihe auftritt.

E. Fluorescenzoptische Untersuchungen.

Die von METZNER festgestellte hellblaue Eigenfluorescenz der Korkwände konnte an solchen von *Laburnum vulgare*, *Laburnum Watereri Dipp.* und *Hakea suaveolens* bestätigt werden. Es fiel aber auf, daß auch hier die Membranen der 1. und 2. Zellreihen eine sehr starke Eigenfluorescenz haben, im Gegensatz zu den randlichen (Abb. 5). Diese Eigenfluorescenz bleibt auch bestehen, wenn die Wachse aus den Wänden extrahiert sind; gleiches stellte FREY-WYSSLING für das Cutin fest. Eine Erklärung für das unterschiedliche Verhalten im UV-Licht kann zwar nicht gegeben werden, doch zeigt sich auch hier, daß während des Alterns Veränderungen in der Struktur der Korkmembran ablaufen, die mit der Färbe- und der polarisationsoptischen Methode festgestellt und näher analysiert werden konnten.

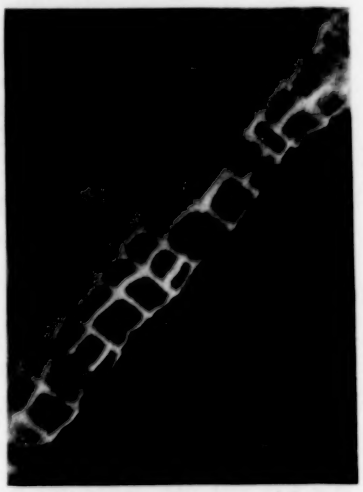

Abb. 5. *Hakea suaveolens* in Wasser. Aufnahme im UV.-Licht; Membranen mit starker hellblauer Eigenfluorescenz. Vergr.: 1 : 270.

F. Besprechung.

Nach Abtrennung der Korkzelle vom Phellogen setzt ein starkes Flächenwachstum in den Zellwänden ein; gleichzeitig wird der Zellinhalt vermehrt und der Zellkern vergrößert. Dieses Wachstum der Korkzelle hält so lange an, bis mindestens die Größe der vorher abgegliederten Korkzelle erreicht ist. Erst jetzt setzt die Anlagerung der Suberin- und der Kohlenhydratlamelle ein, so daß bis zu diesem Augenblick die Zellwände permeabel sind. Zur Anlagerung kommen Stoffe, die reduktionsfähige Gruppen besitzen, da in solchen Zellwänden Osmiumimprägnation möglich ist. Aber auch während der Anlagerung der Verdickungslamellen findet noch ein geringes Flächenwachstum statt, das besonders an der Vorwölbung der äußeren tangentialen Wand in die ältere Korkzelle zu beobachten ist. Durch diese Vorgänge und durch die radialen Teilungen im Phellogen erklärt sich ohne weiteres die Dilatation zunächst durch aktives Wachstum, später durch Fältelungen der radialen und Dehnungen der tangentialen Kork-

membranen. Eine Zerreißung des Korkgewebes tritt dabei zunächst nicht ein. Die Dehnbarkeit der jungen Korkmembran braucht nicht die gleiche zu sein wie die von ausgebildeten, die für die bisherigen Messungen verwendet wurden. Ist die Suberin- und die Kohlenhydratlamelle vollständig angelagert, die Korkzelle also für ihre zukünftige Aufgabe ausgerüstet, dann erst gibt das Phellogen eine neue Korkzelle ab. In wenigen Fällen findet diese Abtrennung schon früher statt; aber die Anlagerung der Verdickungsschichten tritt stets dann erst ein, wenn die vorher abgegliederte Korkzelle fertig ausgebildet ist. Bei der Abnahme der Zellkerngröße in der ausgebildeten Korkzelle handelt es sich wahrscheinlich um eine Degeneration des Zellkerns. Diese Befunde und die Tatsache, daß Korkzellen ihre Teilungsfähigkeit verlieren, beweisen, daß die vom Phellogen abgegebenen Zellen bereits sehr stark differenziert sind.

In den ausgebildeten Korkzellen konnte im Gegensatz zu den bisherigen histologischen Arbeiten durch Färbungen mit Osmiumsäure, Substantiv- und basischen Farbstoffen sowie durch polarisations- und fluorescenzoptische Untersuchungen ein Unterschied festgestellt werden. Stets zeichnen sich die Membranen der 1. und teilweise der 2. Korkzellreihe durch ein anderes Verhalten gegenüber den randlichen aus. Es zeigen diese Membranen eine bessere Färbbarkeit in wäßrigen Lösungen entsprechender p_H-Werte der Substantiv- wie der basischen Farbstoffe. Die Ursache liegt im kolloiden Zustand der Membranstoffe, der sich mit dem Alter des Korkes ändert. Selektive Kationenpermeabilität, die saure Gerüstsubstanzen voraussetzt, reduktionsfähige Stoffe, wahrscheinlich bedingt durch Kohlenstoffdoppelbindungen, und bessere Quellungsfähigkeit, werden nur in den jüngsten Korkmembranen gefunden. Das Verschwinden dieser Eigenschaften in den randlichen Membranen ist wohl durch Reaktionen dieser Gruppen zu erklären: Carboxyl- und Hydroxylgruppen können durch Veresterungen oder Kondensation verschwinden, die Doppelbindungen ermöglichen vermutlich die Polymerisation. Durch diese Vorgänge entstehen hochmolekulare Stoffe, die vom hydrophilen Charakter zum hydrophoben wechseln; dadurch sind sie in Wasser weniger löslich und verlieren die Quellungsfähigkeit. Durch Entmischung und Wasserverlust entstehen quellungsunfähige Membranstoffe von fester Konsistenz. Die lipophilen Wandstoffe in den randlichen Membranen können dann Fettfarbstoffe aufnehmen. Die Wasserpermeabilität der Korkmembranen wird durch diese Vorgänge sehr stark verringert, wie es die Transpirationsversuche HABERLANDTS, NÄGELIS und EDERS dartun, so daß das Korkgewebe seiner Aufgabe, die Pflanze vor dem Austrocknen zu schützen, gerecht werden kann. Ein Wasserverlust der Membran macht auch das Zurückhalten der Luft in den Korkzellen verständlich, falls

das Verhalten von gequollenen und getrockneten Celluloseesterfilmen zu einer Erklärung angeführt werden darf. Diese Filme lassen in gequollenem Zustand noch Teilchen, die kleiner als 40 Å sind, durchtreten, wie Wasser, niedermolekulare Salze und Luft; im getrockneten Zustand sind sie aber gegen Luft undurchlässig (MEYER und MARK). Durch den Luftgehalt der Korkzellen stellt sich das Temperaturgleichgewicht in der Pflanze langsamer ein (HUBER). Ein Teil der fettähnlichen Gerüstsubstanzen in der jungen Korkmembran steht den Triglyceriden nahe; freie Fettsäuren kommen nicht vor, wie die Färbungen mit Nilblausulfatlösung ergeben. Diese Ansicht wird durch die Arbeiten von RIBAS bekräftigt.

Auch die negative Doppelbrechung der Korkmembranen, bezogen auf die tangentiale Richtung der Zellwände, variiert gesetzmäßig mit dem Alter der Zellreihen; dabei zeigen immer die ersten und zweiten, die auch bei Färbungen ein anderes Verhalten aufweisen, maximale Doppelbrechung. Sie wird durch fettähnliche Stoffe hervorgerufen, die in Pyridin löslich sind. Die Extraktion dieser Stoffe aus den Wänden ist wieder vom Alter der Korkmembran abhängig; am leichtesten ist sie bei randlichen möglich. Wahrscheinlich sind diese Stoffe Wachse, die in die gesamte Verdickungslamelle eingelagert sind. Beim Herauslösen dieser konnten VAN WISSELINGHs Befunde bestätigt werden, die zeigen, daß sich an die Mittellamelle die Suberinlamelle ohne Cellulosegrundlage anschließt, da ein breiterer Streifen, als der Mittellamelle zukäme, isotrop ist. Dieser Schluß scheint berechtigt zu sein, da diese Zone auf mehreren Schnitten, in verschiedener Lage zur Sproßachse, ihren optisch isotropen Charakter behält. Auch die polarisationsoptische Analyse von HILL spricht für den isotropen Charakter des Suberins. Er untersuchte die korkigen Ablagerungen des Knollengewebes der von *Fusarium avenaceum* infizierten Kartoffel. Sie erwiesen sich im Gegensatz zur Membran der gesunden verkorkten Zelle als optisch isotrop. Da eine Zersetzung des Suberins durch Enzyme bisher nicht bekannt ist, muß man annehmen, daß die ausgeschiedenen Enzyme des Pilzes die eingelagerten Wachse und andere Membranstoffe zersetzten. Auch ZETSCHE und MADINAVEITIA, OLAY u. CATALAN, zitiert bei RIBAS, schließen aus ihren Untersuchungen, daß Veresterungen der Fettsäurekomplexe mit der Cellulose im Suberin nicht vorliegen; das spricht für das Vorhandensein einer selbständigen Suberinlamelle.

Die auffallende Eigenfluorescenz der 1. und 2. Korkzellreihe begünstigt eine starke Absorption des ultravioletten Lichtes (METZNER), so daß das unter dem Kork liegende Mesophyll vor zu intensiver Sonneneinstrahlung geschützt ist. Für diese Eigenschaft ist die Dichte des Korkgewebes nicht ausschlaggebend, denn jüngste Korkzellen können bereits die Aufgabe der cuticularisierten Epidermis übernehmen; Cutin absorbiert nach FREY-WYSSLING ultraviolettes Licht sehr stark.

Alle diese Tatsachen sprechen dafür, daß Membran und Inhalt der jungen Korkzelle sehr schnell den Zustand erlangen, der sie befähigt, als Abschlußgewebe zu dienen. Während dieses Wachstums müssen den Zellen Nahrungsstoffe zugeführt werden, solange die Verdickungsschicht fehlt. Mit Beginn der Suberinanlagerung jedoch scheint die Korkzelle ihren Abschluß allmählich einzuleiten. Wenn auch die selektive Kationenpermeabilität der innersten Membranen und die Plasmolysierbarkeit der Zellen eine Stoffwanderung zulassen, so wird diese durch die dichtere Struktur der Membranen beeinträchtigt. Da in solchen Zellen sich die Kerne vergrößern, muß in ihnen eine gesteigerte Arbeitsleistung vorhanden sein, die vermutlich mit der Produktion von Membranbaustoffen in Verbindung steht. Ob dabei in der Zelle Kohlenhydrate umgebaut werden, wie KOSTYTSCHEW vermutet, ist nicht geklärt. Ebenso wissen wir wenig über den Anteil der Gerbstoffe an der Synthese des Suberins und der Wachse; aber gerade ihr reiches Auftreten in Korkzellen mit dickwandigen Membranen läßt die Frage offen, ob sie nur Abfallstoffe des Pflanzenkörpers sind. Mit dem Altern der Korkmembranen geht dann eine langsame physikochemische Veränderung in ihnen einher, die gemeinsam mit dem durch die Dilatation hervorgerufenen Druck Kern und Protoplasma umwandelt, so daß der Tod eintritt. Dieser Zeitpunkt ist nach SCHNEEs Untersuchungen für die verschiedenen Pflanzen nicht der gleiche und von der Membrandicke abhängig.

G. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die vom Phellogen abgegebene Zelle wächst zur Größe der ausgebildeten Korkzelle heran, ohne die Suberin- und Kohlenhydratlamelle vorher anzugliedern.

2. Mit der Volumenvermehrung der jungen Korkzelle geht eine Kernvergrößerung einher. In der fertigen Zelle degeneriert der Zellkern schnell.

3. Eine neue Korkzelle wird erst dann vom Phellogen abgegliedert, wenn die vorher abgegebene die Suberinlamelle entwickelt hat.

4. Die Membranen der 1. und 2. Zellreihen eines Korkgewebes zeigen im Gegensatz zu den randlichen Membranen selektive Kationenpermeabilität, besitzen reduktionsfähige Stoffgruppen und sind quellungsfähig. Teile der fettähnlichen Stoffe in den jungen Membranen scheinen Triglyceride zu sein; freie Fettsäuren kommen nicht vor.

5. Die Korkmembranen weisen optisch negatives Verhalten auf. In den einzelnen Zellreihen des Korkgewebes wurde ein gesetzmäßiges Variieren der Doppelbrechung festgestellt, das vom Alter des Korkes abhängt. Die größten Gangunterschiede besitzen die Membranen der 1. und 2. Korkzellreihen.

6. Eine Extraktion von Stoffen, die negative Doppelbrechung bedingen, ist mit Pyridin möglich. Deren Herauslösung aus den randlichen Membranen gelingt leichter als aus den inneren. Es scheint sich dabei um Wachse zu handeln.

7. An die Mittellamelle schließt eine isotrope Suberinlamelle ohne Cellulosegrundlage an.

8. Die Membranen der 1. und 2. Zellreihen zeigen starke blaue Eigenfluorescenz, die randlichen Membranen geringere.

Literatur.

Ambronn, H.: Ber. dtsch. bot. Ges. **6**, 226 (1888). — Andersen, D. B.: Jb. wiss. Bot. **69**, 501 (1928). — Brugnatelli, L.: Crells Ann. **1**, 145 (1787). Zit. nach F. Czapek 1913, S. 695. — Bouillon la Grange: Ann. de Chim. **23**, 42 (1797). Zit. nach F. Czapek 1913, S. 695. — Czapek, F.: Biochemie der Pflanzen, Bd. I. Jena 1913. — Eder, H.: Sitzgsber. Wien. Akad. Wiss., Abt. I **72** (1875). — Frey-Wyssling, A.: Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate. Berlin 1938. — Gilson, E.: Cellule **6**, 67 (1890). Zit. nach Ribas-Marquès 1952. — Guttenberg, H. v.: Lehrbuch der allgemeinen Botanik. Berlin 1951. — Haberlandt, G.: Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1924. — Hill, L. M.: Zit. nach Chem. Zbl. I **1941**, 657. — Höhnel, F. v.: Sitzgsber. Wien. Akad. Wiss. Abt. I **76** (1877). — Huber, B.: Naturwiss. u. Landw. **17** (1935). — Klein, G.: Handbuch der Pflanzenanalyse. Wien 1923. — Kostytschew, S.: Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. I. Berlin 1925. — Kügler, K.: Arch. Pharmaz. **22**, 217 (1884). — Madinaveitia, A., E. Olay u. T. Catalan: Farmacia Moderna **46**, 327 (1935). Zit. nach Ribas-Marquès 1952. — Mayer, M.: Protoplasma (Berl.) **29**, 255 (1938). — Metzner, P.: Planta (Berl.) **10**, 281 (1930). — Meyer, K. H., u. H. Mark: Makromolekulare Chemie. Leipzig 1952. — Mylius, G.: Bibl. bot. **79** (1913). — Nägeli, C.: Bot. Mitt. **1**, 28 (1863). — Pfeffer, W.: Pflanzenphysiologie I. Leipzig 1897. — Prins, J. A.: Physica Groningen **1**, 752 (1934). Zit. nach Chem. Zbl. I **1935**, 876. — Ribas, J., u. E. Blasco: Revista de la Real Academia de Ciencias de Madrid, **35**, 318 (1941). — Ribas-Marquès, J.: Chimie et Industr. **68**, 333 (1952). — Romeis, B.: Taschenbuch der mikroskopischen Technik. München 1948. — Sanio, C.: Jb. wiss. Bot. **2**, 39 (1860). — Schmidt, M. v.: Monatsh. Chem. **31**, 347 (1910). Zit. nach Ribas-Marquès 1952. — Schnee, F.: Über den Lebenszustand allseitig verkorkter Zellen. Diss. Leipzig 1907. — Schwarz, F.: Ber. dtsch. bot. Ges. **42**, 21 (1924). — Schwendener, S.: Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Separatdr. aus Abh. Akad. Wiss. Berlin **1882**. — Stockar, G. K.: Über die Chemie des Korkes. Diss. Zürich 1948. — Strugger, S.: Praktikum der Zell- und Gewebsphysiologie. Berlin. 1949. — Wisselingh, C. van: Handbuch der Pflanzenanatomie, Allg. Teil, Bd. III/2. 1924. — Zeiger, K.: Physikochemische Grundlagen der histologischen Methodik. Dresden 1938. — Zemplen, G.: Z. physiol. Chem. **85**, 173 (1913). — Zetzsche, F., C. Cholatnikov u. K. Scherz: Helvet. chim. Acta, **11**, 272 (1928). Zit. nach Chem. Zbl. **1928**, 1537. — Zetzsche, F., u. G. Rosenthaler: Helvet. chim. Acta, **10**, 346 (1927). Zit. nach Chem. Zbl. II a **1927**, 268. — Zetzsche, F., u. G. Sonderegger: Helv. chim. Acta, **14**, 856 (1931). Zit. nach Chem. Zbl. II **1931**, 70. — Zetzsche, F., u. K. Weber: J. prakt. Chem. **150**, 140 (1938).

Dr. Hans Mader, (13a) Erlangen, Botanisches Institut der Universität.

Planta, Bd. 43, S. 182—240 (1954).

Aus dem Botanischen Institut der Universität München.

ÜBER PLASTIDENKONKURRENZ BEI OENOTHERA*.

Von

FRANZ SCHÖTZ.

Mit 10 Textabbildungen.

(Eingegangen am 29. September 1953.)

Einleitung.

Schon 1924 konnte RENNER (S. 333f.) festlegen, daß die Plastiden der 6 Arten *Oenothera biennis, suaveolens, Lamarckiana, Hookeri, muricata (= syrticola)* und *cruciata (= atrovirens)* sämtlich voneinander verschieden sind, ausgenommen vielleicht *biennis* und *suaveolens*, die auch fast identische Eizellenkomplexe besitzen, und *muricata* und *cruciata*, die noch nicht eingehend genug geprüft waren. Die Plastiden behalten ihre artspezifischen Qualitäten auch dann bei, wenn sie durch bestimmte Kreuzungen generationenlang mit artfremden Genomen und Cytoplasmen zusammenleben müssen (RENNER 1929, S. 30; 1934, S. 243; 1936a, S. 237f. und S. 277f.; 1937, S. 648).

Den RENNERschen Ergebnissen lag in der Hauptsache das Vorkommen von Bastardscheckung (s. S. 205f.) bei Artkreuzungen innerhalb der Gattung *Oenothera* zugrunde. Dabei konnte auch noch festgestellt werden, daß verschiedene Kombinationen, sofern sie überhaupt Schecken erzeugen, in ganz verschiedenem Maße dazu befähigt sind. Hierfür bieten sich zwei Gründe dar, erstens, daß nicht bei allen Arten die Pollenschläuche gleich viele Plastiden ins Ei mitbringen, und zweitens, daß sich die verschiedenen Plastidensorten nicht gleich rasch vermehren (RENNER 1924, S. 317; 1929, S. 30; RENNER und Mitarbeiter 1952, S. 371).

Es war nun das Ziel der vorliegenden Untersuchungen, durch ein möglichst großes Zahlenmaterial die Unterschiede der einzelnen Arten von *Oenothera* bezüglich ihrer Stärke in der Erzeugung von Schecken klar aufzuzeigen, den oder die Gründe für diese Unterschiede herauszuschälen und, falls es mehrere sein sollten, ihren Einflußbereich festzulegen. Dabei sollten auch weitere Beobachtungen allgemeiner Art über die Entwicklung albomaculater Pflanzen erhalten werden, und schließlich kamen im Verlauf der Untersuchungen auch Fragen plastidenmorphologischer und physiologischer Art in den Bereich der Beobachtung, die aber in einer späteren Arbeit gesondert dargelegt werden sollen.

A. Material und Methode.

Die für die Kreuzungen verwendeten Arten stammten sämtlich aus den Kulturen von Herrn Professor RENNER. Es handelt sich um folgende Formen: *Oenothera ammophila* FOCKE; *atrovirens* SH. et BARTL. (= *cruciata* Nutt.); *Bauri* BOEDIJN (= *hungarica* BORBÁS); *biennis* L., Sippe aus München, in der Folge mit *biennis* Mü. bezeichnet; *biennis cruciata*; *biennis sulfurea*; *Hookeri* T. et G., Standardsippe, in der Folge mit *Hookeri* St. bezeichnet; *Hookeri* mit *biennis*-Plastiden (s. S. 197), in der Folge mit *Hookeri* bi. bezeichnet; *Hookeri* kleinblütig mit *biennis*-Plastiden (s. S. 197), in der Folge bezeichnet mit *Hookeri* klbl. bi.; *Lamarckiana* Ser., Standard-

* In ausführlicherer Form als Dissertation bei der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München eingereicht.

sippe von HERIBERT-NILSSON, in der Folge bezeichnet mit *Lamarckiana* St.; *Lamarckiana* mut. *blandina*, in der Folge bezeichnet mit *blandina* St.; *Lamarckiana* mut. *blandina* mit Plastiden der *Lamarckiana* St. (s. S. 203, Anm. 1); *parviflora* L., Sippe aus Waldenburg; *rubricaulis* KLEB., Sippe aus Thorn; *rubricuspis* RENNER (1950, S. 131); *silesiaca* RENNER; *suaveolens* DESF., Standardsippe von Fontainebleau bei Paris; *syrticola* BARTL. (= *muricata* AUT.), Sippe aus Ulm, in der Folge bezeichnet mit *r-syrticola*; *pictirubata* (= *atrovirens*×*biennis* Mü.) mit *atrovirens*-Plastiden, in der Folge nur mit *pictirubata* bezeichnet; *pictirubata cruciata*; *pictirubata* mit *Lamarckiana*-Plastiden (s. RENNER 1936, S. 274ff. und 1937, S. 648), in der Folge bezeichnet mit *pictirubata* Lam.

Unter den Pflanzen der erwähnten *Hookeri* klbl. bi. trat 1946 ein weißscheckiges Individuum auf, dessen Scheckung auf einer Plastidenmutation beruhte. Kreuzungen von Blüten grüner Zweige mit solchen von weißen Zweigen ergaben eine typische Paralbomaculatio, und die Pflanzen verhielten sich genau so, wie das für ähnliche Fälle von RENNER geschildert worden ist (1934, S. 241; 1936, S. 280; s. auch SCHÖTZ 1952, S. 186).

Durch Kreuzung der grünen Arten mit dieser gescheckten Form sollte zunächst ein Überblick darüber gewonnen werden, wie sich die nach weiß mutierten und die verschiedenartigen grünen Plastiden gegeneinander verhalten, wenn sie in der Zygote zusammentreffen. Dazu waren „weiße" Keimzellen der gescheckten klbl. *Hookeri* bi. erforderlich, wie sie sich in den Blüten finden, die in den Achseln ganz farbloser oder gleichmäßig weiß gerandeter Deckblätter stehen.

Da die gescheckten Pflanzen auf Grund ihrer geschwächten Assimilationsleistung in ihrem Wachstum oft hinter den grünen zurückblieben, und da einwandfrei „weiße" Blüten an ihnen gar nicht so häufig waren, mußten die Kreuzungen oft bis in den Herbst hinein fortgesetzt werden, auch auf die Gefahr hin, daß dann die Früchte nicht mehr ausreiften. Dies erklärt die geringe Zahl von Sämlingen oder den völligen Ausfall einer Kreuzung in manchem Jahr.

Bei der infolge der Knappheit „weißer" Blüten zu treffenden Auswahl hatten die Kreuzungen grün×weiß ausnahmslos den Vorrang; die reziproken Kreuzungen wurden erst dann durchgeführt, wenn diese beendet waren. Dafür sprach, daß auf diese Weise mit einer „weißen" Blüte die größte Zahl von Samen erzielt werden konnte, daß die klbl. *Hookeri* bi. im Herbst sehr anfällig gegen Pilzbefall ist und ihre Früchte dann oft geschädigt werden, und daß Sämlinge weißer Mütter Schwierigkeiten bei der Beurteilung bieten (s. S. 191f.).

Ausschlaggebend war aber die folgende Überlegung: Es war wichtig (s. S. 194f.), bezüglich der Plastidenzahlen in den Zygoten einigermaßen definierte Verhältnisse zu bekommen. Bei einer Verwendung der weißen klbl. *Hookeri* bi. als Mutter war bei allen Kreuzungen mit einer durchschnittlich gleichen Plastidenzahl in den Eizellen zu rechnen. Ob die verschiedenen grünen Arten eine durchschnittlich gleiche Zahl von Plastiden in ihren Spermazellen mitbringen würden, war sehr fraglich (RENNER 1924, S. 317 und 1929, S. 30). Das Problem ging also in diesem Falle auf eine Auszählung der Plastiden in den generativen Zellen hinaus. Nach den Angaben RENNERs (1924, S. 310) und KAIENBURGs (1950, S. 384

und S. 394) schien eine solche Zählung kaum möglich zu sein. Bei ständiger Verwendung der weißen klbl. *Hookeri* bi. als Vater ergaben sich zwar mutatis mutandis dieselben Schwierigkeiten, aber nach SCHIMPERs Abbildung von *Hyacinthus non scriptus* (1883, Taf. I), nach den Abbildungen ISHIKAWAS (1918, S. 282 und 285), nach der Darstellung bei SCHNARF (1941, S. 173f.) und nach den Angaben KAIENBURGS (S. 394f.) schien der Versuch, die Zahl der Plastiden zu bestimmen, bei den Eizellen mehr Erfolg zu versprechen als bei den Spermazellen (s. auch CORRENS 1937, S. 13).

B. Albomaculatio und Albotunicatio.

Die Keimblätter der aus den Kreuzungen hervorgegangenen gescheckten Sämlinge waren stets albomaculat und entwickelten sich so, wie das von BAUR (1909, S. 340ff.) und RENNER (1936, S. 218f.) für den Status albomaculatus dargestellt wurde. Die Albomaculatio wich schon vom dritten oder vierten Laubblatt an einer Albosectoratio, die nach einiger Zeit in die Albotunicatio oder die Albonucleatio überging. Wenn eine Pflanze diesen Endzustand mit der periklinalen Anordnung der grünen und der weißen Gewebe nicht erreicht, dann scheint das nur darauf zu beruhen, daß der mit Blüte und Fruchtbildung abschließende Lebenscyclus schneller beendet wird als jener Entwicklungsgang, der von der Albomaculatio über die Albosectoratio zur Albotunicatio oder deren Inversion führt. Bunte Pflanzen, die durch Kultur unter schlechten Beleuchtungsverhältnissen am Schossen gehindert wurden, haben stets, wenn auch unter Umständen erst nach mehr als einem Jahr, das periklinale Endstadium erreicht. Werden Pflanzen mit albomaculaten Keimblättern im Verlauf ihrer Entwicklung völlig grün oder weiß, so erfolgt dieser Übergang unmittelbar aus der Albomaculatio heraus, wenn der Vegetationspunkt ganz in dem einen Teil des von den zwei verschiedenartigen Geweben gebildeten Mosaiks liegt. Wenn die Pflanze aber bereits in den sectorialchimärischen Zustand übergegangen war, dann erfolgt der Übergang aus ungeklärten Gründen gewöhnlich auf dem Wege über eine kurzdauernde periklinale Verteilung der Gewebe.

C. Albotunicatio und Albonucleatio.

Wenn die Veränderungen am Vegetationspunkt, die darüber entscheiden, in welche Meristemschicht die grünen und die farblosen Plastiden gelangen, rein zufällig erfolgen, dann muß, wie RENNER (1936, S. 223) feststellt, „periklinaler Bau mit grün-über-weiß („Albonucleatio") ebenso häufig aus der Albomaculatio der gescheckten Sämlinge sich herausentwickeln wie die Schichtung weiß-über-grün". Zahlenangaben über das Verhältnis von Albotunicatio zu Albonucleatio liegen jedoch nirgends vor. Ich habe nun 1950 an einem bestimmten Tag bei allen im Felde stehenden Pflanzen, die kurz vor dem Schossen waren, die periklinal gebauten Blätter ausgezählt. Das Ergebnis war folgendes: Von 1426 gezählten Blättern waren 841 (58,9%) albotunicat und 585 (41,1%) albonucleat. Das Verhältnis ist also etwas zugunsten der albotunicaten Ausbildung verschoben.

Um einen Fehler auszuschließen, der dadurch entstehen konnte, daß albonucleate Pflanzen oft stärker im Wachstum gehemmt sind als albo-

tunicate, und daher überhaupt weniger Blätter bilden, wurde noch ein anderer Weg eingeschlagen. Unter den 198 beobachteten Pflanzen befanden sich 62, die jeweils nur eine Sorte von periklinal gebauten Blättern besaßen; 39 (62,9%) von ihnen hatten albotunicate Blätter und 23 (37,1%) waren albonucleat. Das Verhältnis entspricht also ungefähr dem Ergebnis, das sich auch bei der Auszählung der Blätter allein ergeben hatte. Da jetzt aber ganze Pflanzen bewertet wurden, so entfällt die oben in Betracht gezogene Fehlerquelle. Es scheint in der Tat, aus ungeklärten Ursachen, von den beiden Wegen, die von der Albomaculatio zum periklinalen Endzustand offenstehen, der zur Albotunicatio führende öfter begangen zu werden als der, der bei der Albonucleatio endet.

Im Jahre 1951 habe ich mit Hilfe einer in 10 Teile geteilten Kreisscheibe bei jeder Pflanze abgeschätzt, wie viele Zehntel ihres Umfanges jedem der beiden Bereiche, albotunicat und albonucleat, angehörten. Zählt man die für jeden Bereich ermittelten Zahlen zusammen, so erhält man unmittelbar das Verhältnis der beiden Formen. Bei 522 Pflanzen ergaben sich die Zahlen 138,25:110,20. Von der Gesamtheit der periklinal gebauten Gewebe entfallen also auf albotunicat 55,7% und auf albonucleat 44,3%. Eine Auszählung derjenigen 393 Pflanzen, die wieder nur eine Sorte der periklinal gebauten Blätter besaßen, ergab 223 (56,8%) albotunicate und 170 (43,2%) albonucleate Individuen. Auch diese Zahlen liegen wieder im Bereich der früher errechneten und bestätigen die Bevorzugung der Albotunicatio. Sturm (Schwemmle und Mitarbeiter 1938, S. 712) hat für *Eu-Oenothera* (neuerdings als *Raimannia* bezeichnet) ebenfalls festgestellt, daß der albonucleate Typ in einem unvergleichlich geringeren Prozentsatz auftritt als der albotunicate.

D. Die Kreuzungen mit der weißscheckigen kleinblütigen Hookeri bi.

Die Ergebnisse der Kreuzungen aus dem Jahre 1949 sind zunächst in den beiden Tabellen 1 und 2 (S. 186) dargestellt. Sie zeigen, daß die farblosen *biennis*-Plastiden der weißscheckigen *Hookeri* unter keiner der verwendeten Kernkombinationen wieder ergrünen können. Sie sind völlig konstant nach weiß mutiert. Die bei der Betrachtung der Tabelle 1 noch gegebene Möglichkeit, daß in den Kreuzungen *Hookeri* St. × *Hookeri* klbl. bi. weiß oder *blandina* St. × *Hookeri* klbl. bi. weiß der Fall einer Wiederergrünung verwirklicht sein könnte [etwa durch bessere Harmonie mit dem Bastardkern oder durch Rückmutation der Plastiden nach grün im Sinne der Exomutationen Imais (1936, 1937)], da dort keine Schecken aufgetreten sind, wird durch die Ergebnisse der Tabelle 2 widerlegt. Hier haben unter denselben Kernverhältnissen die mutierten Plastiden ihren veränderten Charakter sehr wohl beibehalten. Die Kreuzungen der Jahre 1950 und 1951 haben diese Ergebnisse nur bestätigt.

Tabelle 1. *Kreuzungen verschiedener grüner Arten (♀) mit Hookeri bi. klbl. weiß (♂); 1949.*

Vers. Nr.	Mutter (Vater: *Hookeri* bi. klbl. weiß)	Bastardkern	Plastiden des Bastards	Zahl der Pflanzen	grün %	bunt %	weiß %	Stärke der Scheckung
5008	*Hookeri* St.	^{h}*Hookeri* · ^{h}*Hookeri*	*Hookeri* grün + *biennis* weiß	159	100,0	0,0	0,0	—
5006	*blandina* St.	*levans* · ^{h}*Hookeri*	*Lamarckiana* grün + *biennis* weiß	155	100,0	0,0	0,0	—
5010	*Lamarckiana* St.. . .	*velans* · ^{h}*Hookeri* *gaudens* · ^{h}*Hookeri*	*Lamarckiana* grün + *biennis* weiß	202	97,0	3,0	0,0	schwach
5014	*suaveolens*.	*albicans* · ^{h}*Hookeri* *flavens* · ^{h}*Hookeri*	*suaveolens* grün + *biennis* weiß	83	74,9	26,1	0,0	gering
5004	*biennis* Mü.	*albicans* · ^{h}*Hookeri* *rubens* · ^{h}*Hookeri*	*biennis* grün + *biennis* weiß	136	73,0	27,0	0,0	gering
5012	*rubricaulis*	*tingens* · ^{h}*Hookeri* *rubens* · ^{h}*Hookeri*	*rubricaulis* grün + *biennis* weiß	42	55,0	45,0	0,0	mittel
5016	*r-syrticola*.	*rigens* · ^{h}*Hookeri*	*syrticola* grün + *biennis* weiß	72	46,0	54,0	0,0	mittel
5002	*atrovirens*	*pingens* · ^{h}*Hookeri*	*atrovirens* grün + *biennis* weiß	128	41,5	58,5	0,0	sehr stark
5022	*pictirubata*	*pingens* · ^{h}*Hookeri*	*atrovirens* grün + *biennis* weiß	95	41,0	59,0	0,0	sehr stark

Tabelle 2. *Kreuzungen von Hookeri bi. klbl. weiß (♀) mit verschiedenen grünen Arten (♂); 1949.*

Vers. Nr.	Vater (Mutter: *Hookeri* bi. klbl. weiß)	Bastardkern	Plastiden des Bastards	Zahl der Pflanzen	grün %	bunt %	weiß %	Stärke der Scheckung
5007	*Hookeri* St.	^{h}*Hookeri* · ^{h}*Hookeri*	*biennis* weiß + *Hookeri* grün	6!	(0,0	100,0	0,0)	stark
5005	*blandina* St..	^{h}*Hookeri* · *levans*	*biennis* weiß + *Lamarckiana* grün	60	0,0	33,3	66,6	stark
5009	*Lamarckiana* St.. . .	^{h}*Hookeri* · *velans* ^{h}*Hookeri* · *gaudens*	*biennis* weiß + *Lamarckiana* grün	101	0,0	61,5	38,5	stark
5013	*suaveolens*.	^{h}*Hookeri* · *flavens*	*biennis* weiß + *suaveolens* grün	60	0,0	13,3	86,7	mäßig
5003	*biennis* Mü..	^{h}*Hookeri* · *rubens*	*biennis* weiß + *biennis* grün	50	0,0	20,0	80,0	mäßig
5011	*rubricalis*	^{h}*Hookeri* · *rubens*	*biennis* weiß + *rubricaulis* grün	81	0,0	38,2	61,8	mäßig
5015	*r-syrticola*.	^{h}*Hookeri* · *curvans*	*biennis* weiß + *syrticola* grün	9!	(0,0	0,0	100,0)	—
5001	*atrovirens*	^{h}*Hookeri* · *flectens*	*biennis* weiß + *atrovirens* grün	172	0,0	0,0	100,0	—
5021	*pictirubata*	^{h}*Hookeri* · *rubens*	*biennis* weiß + *atrovirens* grün	204	0,0	2,5	97,5	schwach

Die Tabellen zeigen aber auch, daß sich die einzelnen Oenotherenarten mit grünen Plastiden gegenüber dem weißen Vater bzw. der weißen Mutter ganz verschieden verhalten. So macht sich z. B. gegenüber *Hookeri* St. oder *blandina* St. als Müttern die weiße klbl. *Hookeri* bi. bezüglich ihrer Plastidenqualität überhaupt nicht bemerkbar, während bei Kreuzung von *r-syrticola*, *atrovirens* und *pictirubata* mit demselben Vater mehr als die Hälfte der entstehenden Bastardpflanzen weißscheckig ist (Tabelle 1). Die Unterschiede sind dabei so groß, daß sie mit Sicherheit außerhalb der Fehlergrenzen liegen. Zwischen diesen beiden Extremfällen stellen Arten wie *suaveolens* und *biennis* Mü. die Verbindung her.

Bei den reziproken Kreuzungen (Tabelle 2) sind die Verhältnisse ähnlich. *Hookeri* St.. *blandina* St. und *Lamarckiana* St. vermögen nun ihre Plastiden gegen die weiße Mutter so stark durchzusetzen, daß ein bis zwei Drittel der Bastardpflanzen gescheckt sind, während *r-syrticola*, *atrovirens* und *pictirubata* sich gegenüber derselben Mutterpflanze nicht oder fast nicht bemerkbar machen können. Wieder vermitteln *suaveolens* und *biennis* Mü. zwischen den beiden Extremen.

Die Ergebnisse der Tabelle 2 stimmen also völlig mit den Erwartungen überein, die an die Ergebnisse der Tabelle 1 geknüpft werden konnten, nämlich daß Arten, die sich als Mütter stark erwiesen in der Durchsetzungsfähigkeit ihrer Plastiden, auch als Väter stark sein würden. Diese Erwartungen sind sogar noch erfüllt worden, obwohl durch geringes Samenmaterial bzw. durch eine große Anzahl von Sämlingen, die eingingen, noch ehe ihre Zuordnung zu weiß oder bunt einwandfrei erfaßt werden konnte (Nr. 5005, 5007 und 5015 in Tabelle 2), die Verhältnisse in den Kreuzungen weiß × grün nicht genau, sondern nur größenordnungsmäßig festgelegt werden konnten.

Die Pflanzen verhalten sich bei den Kreuzungen also ganz so, als stünden sich in den befruchteten Eizellen jeweils zwei verschiedene Plastidensorten mit einer verschiedenen Fähigkeit sich gegeneinander durchzusetzen gegenüber. Wichtig ist dabei die Feststellung, daß schwache Arten sich als Mütter wie als Väter schwach erweisen, und daß umgekehrt starke als Väter wie als Mütter ihre Plastiden in hohem Maße zur Geltung zu bringen vermögen. Mit Ausnahme der *Hookeri*-Formen, der *blandina* und der *Lamarckiana* vererben nämlich die verwendeten Arten wegen der Heterogamie der Oenotheren im Pollen einen völlig anderen Genbestand als in den Eizellen, so daß die reziproken Bastarde in dieser Hinsicht nicht miteinander vergleichbar sind. Da aber dennoch die Vorgänge bezüglich der Vererbung der Plastiden völlig gleichartig verlaufen, so kann diese offenbar nicht in einem Zusammenhang mit der genischen Konstitution der Keimzellen stehen.

Für die Fragen der Plastidenvererbung kann also, zumindest für den Anfang, die Betrachtung der Genomverhältnisse außer acht gelassen

werden. Es spielen nur die Plastiden selbst eine Rolle, und die Vorgänge stellen sich so dar, als ob sich in den Zygoten jeweils zwei verschiedene Plastidensorten gegenüberstehen, ohne daß noch weitere Einflüsse hinzukommen.

Diese Stärke und Schwäche der Plastiden zeigt sich, wie in der letzten Spalte der beiden Tabellen jeweils noch angedeutet ist, überdies nicht nur durch einen unterschiedlichen Anteil an Pflanzen, die der Mutter gleichen, und an solchen, die die Plastidenqualitäten von Vater und Mutter mitbekommen haben, also gescheckt sind, sondern sie zeigt sich auch darin, daß die durchschnittliche Stärke der Scheckung bei den einzelnen Versuchsserien verschieden ist. Dabei besteht eine Parallelität zwischen der Stärke der Scheckung und dem prozentualen Anteil der Schecken an einer Kreuzungsserie insofern, als mit dem Auftreten eines hohen Prozentsatzes von bunten Pflanzen in der Regel auch eine starke Buntheit dieser Pflanzen einhergeht.

Es war nun zunächst zu prüfen, ob die Reihenfolge der Arten, wie sie sich aus den Tabellen 1 und 2 ergab, eine mehr zufällige war, oder ob sie sich als konstant erweisen würde. Nach den Befunden von Prof. RENNER kann die Scheckung von Kreuzungsserien, auch bei Verwendung derselben Ausgangsarten, in verschiedenen Jahren unter Umständen ziemlich verschieden ausfallen, und daher mußte damit gerechnet werden, daß in einem anderen Jahre die Anordnung der Arten nach dem Schema der Tabellen 1 und 2 sich wesentlich verändern könnte. Die Kreuzungen wurden deshalb in den Jahren 1950 und 1951 fortgesetzt unter Einbeziehung weiterer Arten, die bei den Vorversuchen von 1949 noch außerhalb der Betrachtung geblieben waren.

Zugleich erschien es notwendig, da die einzelnen Versuchsserien sich nicht nur in der Zahl der auftretenden Schecken, sondern vor allem auch in der durchschnittlichen Stärke der Scheckung voneinander unterschieden, diese Stärke der Scheckung jeder Versuchsserie, ihren Schekkungsgrad, zahlenmäßig festzulegen, um die einzelnen Aussaaten auch in dieser Hinsicht miteinander vergleichen zu können.

E. Der Scheckungswert (Sch. W.).

KO. L. NOACK hatte in seinen Vererbungsversuchen mit buntblättrigen *Pelargonien* 1924 (S. 61) bereits eine solche Bewertung, die er mit Scheckungswert bezeichnete, eingeführt. Es erschien daher am einfachsten, die Methode von ihm zu übernehmen. Sie zeigte aber gewisse Mängel, so daß sie in einzelnen Punkten geändert werden mußte.

Die in verschiedener Stärke panaschierten Keimlinge jeder Aussaat wurden zunächst durch eine dreimalige Schätzung auf 12 Klassen verteilt, je nach dem Anteil, den die weißen Gewebebezirke an der Gesamtfläche der Keimblätter und der beiden Primärblätter besaßen. Die Schätzung wurde an den Keimpflanzen dann vorgenommen, wenn Keim-

blätter und Primärblätter gerade gleich groß waren. Für die Klasseneinteilung erwies sich folgendes Schema als zweckmäßig:

1. Klasse: Pflanzen rein grün.	Faktor (s. unten)	= 0,000
2. Klasse: $^1/_{1200}$—$^1/_{300}$ der Fläche weiß.	Faktor = $\frac{^1/_{1200}+^1/_{300}}{2}$	= 0,002
3. Klasse: $^1/_{300}$—$^1/_{40}$ der Fläche weiß.	Faktor = $\frac{^1/_{300}+^1/_{40}}{2}$	= 0,014
4. Klasse: $^1/_{40}$—$^1/_{8}$ der Fläche weiß.	Faktor = $\frac{^1/_{40}+^1/_{8}}{2}$	= 0,075
5. Klasse: $^1/_{8}$—$^2/_{7}$ der Fläche weiß.	Faktor = $\frac{^1/_{8}+^2/_{7}}{2}$	= 0,205
6. Klasse: $^2/_{7}$—$^1/_{2}$ der Fläche weiß.	Faktor = $\frac{^2/_{7}+^1/_{2}}{2}$	= 0,393
7. Klasse: $^1/_{2}$—$^5/_{7}$ der Fläche weiß.	Faktor = $\frac{^1/_{2}+^5/_{7}}{2}$	= 0,607
8. Klasse: $^5/_{7}$—$^7/_{8}$ der Fläche weiß.	Faktor = $\frac{^5/_{7}+^7/_{8}}{2}$	= 0,794
9. Klasse: $^7/_{8}$—$^{39}/_{40}$ der Fläche weiß.	Faktor = $\frac{^7/_{8}+^{39}/_{40}}{2}$	= 0,925
10. Klasse: $^{39}/_{40}$—$^{299}/_{300}$ der Fläche weiß.	Faktor = $\frac{^{39}/_{40}+^{299}/_{300}}{2}$	= 0,985
11. Klasse: $^{299}/_{300}$—$^{1199}/_{1200}$ der Fläche weiß.	Faktor = $\frac{^{299}/_{300}+^{1199}/_{1200}}{2}$	= 0,998
12. Klasse: Pflanzen rein weiß.	Faktor	= 1,000

Die Klasse 11 ist nur der Symmetrie wegen eingeführt. Sie kommt praktisch nicht vor, da Pflanzen, die weniger Grün enthalten als der Klasse 10 entspricht, außer den Keimblättern keine weiteren Blätter mehr entwickeln und eingehen. Die Keimblattfläche allein ist aber zu klein, um einen grünen Fleck von etwa $^1/_{1000}$ ihrer Größe noch wahrnehmen zu lassen.

Die Klasseneinteilung erscheint in dieser Darstellung ziemlich willkürlich und schwer zu handhaben. Die eingehenden Darlegungen in meiner Dissertation gleichen Titels (Univ. München 1953) zeigen jedoch, daß sie sich ziemlich zwanglos aus der Praxis heraus entwickelt hat, und daß bei einiger Übung eine verhältnismäßig sichere Auszählung der Pflanzen recht schnell vonstatten geht.

Die Methode des Abschätzens scheint nicht sehr genau zu sein. Bei der großen Zahl von Pflanzen, die innerhalb kurzer Zeit eingestuft werden mußten (etwa 6000 in jedem Jahr), gab es jedoch keine Möglichkeit, eine genauere Arbeitsweise, etwa ein Aufzeichnen der Blätter und ein nachträgliches Abmessen der weißen und grünen Areale, anzuwenden. In dieser Weise vorgenommene Stichproben führten jedoch fast ausnahmslos zur Bestätigung der Schätzungsergebnisse.

Zur Berechnung des Scheckungswertes einer Aussaat wurde in folgender Weise verfahren: Zunächst wurde die prozentuale Verteilung der Individuen einer Aussaat auf die einzelnen Klassen bestimmt. Diese Individuen-Prozentzahlen wurden sodann mit den entsprechenden Klassenfaktoren multipliziert. Der Klassenfaktor ist dabei der mittlere Anteil, den die Fläche des farblosen Gewebes der Keimlinge einer Klasse gegenüber der Gesamtblattfläche der Keimlinge dieser Klasse ausmacht. Durch diese Multiplikation werden Zahlen erhalten, die angeben, wieviel Prozent der Gesamtblattfläche der Aussaat die farblosen Teile einer Klasse ausmachen. Durch Addition dieser Scheckungs*zahlen* erhält man dann den Scheckungs*wert* (Sch.W.), der angibt, wieviel Prozent der Gesamtblattfläche einer Aussaat weiß sind. Das Dargelegte mag an einem Beispiel deutlich gemacht werden:

Versuch 5205. Oenothera atrovirens × O. Hookeri klbl. bi. weiß.

Klasse	Klassenfaktor	Zahl der Keimlinge	Zahl der Keimlinge %	Scheckungszahlen
1	0,000	15	26,9	0,00
2	0,002	0	0,0	0,00
3	0,014	5	8,9	0,12
4	0,075	8	14,3	1,07
5	0,205	10	17,8	3,65
6	0,393	10	17,8	7,00
7	0,607	7	12,5	7,60
8	0,794	1	1,8	1,43
9	0,925	0	0,0	0,00
10	0,985	0	0,0	0,00
11	0,998	0	0,0	0,00
12	1,000	0	0,0	0,00
	Summe	56	100,0	Sch.W. 20,87

F. Die Scheckungswerte der Kreuzungen mit der kleinblütigen weißrandigen Hookeri bi.[1].

Es wurden im Laufe von 3 Jahren insgesamt etwa 7500 Pflanzen geprüft. Die Einzelergebnisse der verschiedenen Aussaaten sind in der Dissertation in einer großen Zahl von Tabellen niedergelegt.

I. Kreuzungen mit der weißen klbl. Hookeri bi. als Vater.

Tabelle 3. *Scheckungswerte und prozentualer Anteil der bunten Pflanzen in Aussaaten von Kreuzungen mit der klbl. weißen Hookeri bi. als Vater.*

Nr.	Art	Zahl der Pflanzen	Sch. W.[2]	Bunte Pflanzen[2] %	Nr.	Art	Zahl der Pflanzen	Sch. W.	Bunte Pflanzen[2] %
1	*Hookeri* St. . .	797	0,00	0,0	7	*biennis*			
2	*blandina* St. . .	752	0,00	0,0		a) *sulfurea* . .	174	1,77	43,2
3	*Bauri*	282	0,065	9,3		b) *cruciata* . .	44	2,03	59,1
4	*Lamarckiana* St.	569	0,14	2,5		c) München[3] .	186	2,85	36,4
	laeta	(116)	(0,04)	(0,6)		*albata* . . .	(128)	(2,72)	(41,9)
	velutina . . .	(453)	(0,20)	(3,2)		*rubata* . .	(58)	(2,84)	(37,1)
5	*rubricaulis* . . .	339	0,69	24,8	8	*r-syrticola* . . .	277	4,22	38,9
	tincta	(286)	(0,58)	(16,6)	9	*parviflora* . . .	377	5,11	41,9
	rubata	(53)	(1,31)	(24,7)	10	*rubricuspis* . . .	291	7,26	37,0
6	*suaveolens*[3] . . .	335	1,34	20,8	11	*ammophila* . . .	114	8,86	46,6
	flava	(275)	(1,20)	(17,3)	12	*atrovirens* . . .	492	15,69	69,9
	albata	(60)	(1,10)	(28,8)	13	*pictirubata*			
						a) normal . .	237	19,17	67,2
						b) *cruciata* . .	73	20,67	72,6

[1] Über die weißrandige *Hookeri* bi. s. auch S. 197.

[2] Die Werte sind jeweils Mittelwerte (M.W.) aus den Ergebnissen dreier Jahre.

[3] Daß hier der Gesamtwert nicht das Mittel aus den Werten der Untergruppen ist, und in Extremfällen der über die Jahre gebildete M.W. der Gesamtgruppe außerhalb des Intervalls liegt, das durch die M.W. der beiden Untergruppen begrenzt wird, hängt damit zusammen, daß die Zahl der Pflanzen in den Untergruppen und auch ihr Verhältnis in den einzelnen Jahren stark wechselt, und daß auch das Verhältnis ihrer Scheckungswerte und ihrer Prozentzahlen an bunten Pflanzen sich in den verschiedenen Jahren stark verändert. Näheres s. Dissertation S. 37.

Die Ergebnisse der Tabelle 3 bestätigen völlig die der Tabellen 1 und 2. Es zeigt sich deutlich, daß, sowohl was die Scheckungswerte wie auch was die Prozentzahlen der bunten Pflanzen betrifft, die einzelnen Arten von *Oenothera* sich gegenüber den Plastiden desselben weißen Vaters völlig verschieden verhalten. *Hookeri* St. und *blandina* St. lassen tatsächlich die farblosen Plastiden der klbl. *Hookeri* bi. überhaupt nicht zur Geltung kommen, und bei *atrovirens* und *pictirubata* können bis zu 72% der Bastardpflanzen gescheckt sein; die Stärke der Scheckung kann dabei so groß werden, daß bis zu 21% der Gesamtkeimblattfläche einer solchen Aussaat weiß sind, d. h. Plastiden des Vaters enthalten. Rein weiße Pflanzen, die ganz dem Vater gleichen würden, treten aber niemals auf.

In der Tabelle 3 sind die einzelnen Arten gemäß ihren Sch.W. in eine Reihe geordnet, wobei steigende Sch.W. einen verminderten Widerstand gegenüber den väterlichen Plastiden angeben. Die Formen, die zwei verschiedene Eizellenkomplexe ausbilden, sind noch in die beiden entstehenden Bastardtypen aufgegliedert. Dadurch wird aber nur in einem einzigen Fall ein Wechsel in der Reihenfolge hervorgerufen und dieser ist zudem nur durch einen sehr geringen Zahlenunterschied bedingt (*rubricaulis* und *suaveolens*). Auch daraus läßt sich wieder schließen, daß die Verschiedenheiten der Sch.W. im wesentlichen auf den Unterschieden der Plastiden der einzelnen Formen beruhen, und daß den Genomunterschieden höchstens ein modifizierender Einfluß zukommt. Es kann also, zumindest in einer vorläufigen Einteilung, auf die Aufgliederung der Arten mit verschiedenen Eizellenkomplexen verzichtet werden, und die Betrachtungen können sich nur auf die Mutterarten an sich, d. h. auf deren Plastiden beschränken.

Da die Reihenanordnung in der Tabelle 3 mit Hilfe der Durchschnittswerte aus den Kreuzungen dreier Jahre gewonnen ist und daher Schwankungen nicht berücksichtigt, so ist in der folgenden Tabelle 4 (S. 192) nochmals die Anordnung der Arten dargestellt, wie sie sich bei einer getrennten Betrachtung der in den verschiedenen Jahren errechneten Werte ergibt. Die Tabelle zeigt, daß trotz den in den einzelnen Jahren oft sogar erheblichen Unterschieden der Sch.W. diese Anordnung keine Änderung erfährt. Der einzige Fall, bei dem zwischen *Bauri* und *Lamarckiana* ein Platztausch vorgenommen werden muß, ist wohl darauf zurückzuführen, daß in den mit den *Lamarckiana*-Plastiden ausbleichenden *hookerivelutina*-Pflanzen die schwer erkennbaren, da ebenfalls bleichen Anteile mit väterlichen Plastiden übersehen wurden. An der Stabilität der durch die Tabelle 3 gegebenen Anordnung besteht demnach kaum ein Zweifel.

II. Kreuzungen mit der weißen klbl. Hookeri bi. als Mutter. Bei der Beurteilung der folgenden Ergebnisse sind einige Punkte zu beachten: Samen von weißen Müttern sind, anscheinend auf Grund verschiedener Ernährungsbedingungen auf weißen Ästen, oft sehr unterschiedlich

Tabelle 4. *Die für die einzelnen Arten von Oenothera bei Kreuzung mit Hookeri bi. klbl. weiß in 3 Jahren bestimmten Scheckungswerte*

Die Stelle, an der eine Inversion in der Wertreihe eintritt, ist stark umrandet.

Art	Mittelwert	1950	1951	1952
Hookeri St.	0,00	0,00 0,00	0,00	0,00 0,00
blandina St.	0,00	0,00 0,00	0,00 0,00	0,00
Bauri	0,065	—	0,08	0,05
Lamarckiana St. . . .	0,14	0,13	0,00	0,20 0,26
rubricaulis	0,69	—	1,15	0,55 0,31
suaveolens	1,34	1,75	1,35	1,03 1,24
biennis sulf.	1,77	—	1,77	—
biennis cruc.	2,03	—	2,03	—
biennis Mü.	2,85	2,61	3,09	—
r-syrticola	4,22	4,61	3,42	4,63
parviflora	5,11	—	5,68	4,88 4,76
rubricuspis	7,25	—	—	6,37 6,55 6,85
ammophila	8,86	—	—	8,86
atrovirens	15,69	9,63	16,12	15,85 21,16
pictirubata	19,17	18,36	17,89	21,27
pictirubata cruc. . . .	20,67	—	20,67	—

beschaffen. Die einen liefern Keimpflanzen, deren Kotyledonen klein bleiben und sich nach dem Austritt aus der Samenschale kaum mehr vergrößern, und die nach wenigen Tagen absterben, während die kräftigen Keimlinge der anderen, auch wenn sie völlig weiß sind, 2—3 Wochen leben können und Keimblätter bis zu 2,2 mm Länge ausbilden. Die Pflanzen sind dabei unmittelbar nach der Keimung und in den ersten Tagen rein *grün* und unterscheiden sich nicht von normalen grünen Sämlingen; erst im Laufe der nächsten 14 Tage bleichen sie völlig aus. Neben den farblosen Keimlingen können dann, wenn der Vater grün war, auch bunte auftreten; rein grüne, die ganz dem Vater gleichen würden, kommen nicht vor.

Das Absterben von Pflanzen, noch ehe die Ausbleichung so stark eingesetzt hat, daß grüne und weiße Areale deutlich zu unterscheiden

sind, die geringe Größe der Keimblätter (2,2 mm Länge im Gegensatz zu 10—17 mm bei grünen Pflanzen) und die Tatsache, daß nur die Keimblätter und nicht auch die Primärblätter (die oft nicht ausgebildet werden) zur Beurteilung des Scheckungsgrades herangezogen werden können, sind drei Fehlerquellen, die die Sch.W. der Kreuzungen weiß × grün grundsätzlich unsicherer machen als die der reziproken Kreuzungen. Gleichwohl sind aber die sich ergebenden Unterschiede wenigstens in einer Reihe von Fällen so groß, daß sie sicher außerhalb der Fehlergrenzen liegen und dazu berechtigen, Schlüsse zu ziehen.

Auch hier lassen sich (s. Tabelle 5) die verschiedenen grünen Vaterarten in eine Reihe ordnen entsprechend dem Durchsetzungsvermögen ihrer Farbqualität gegenüber derselben weißen Mutter. Wegen der teilweise fehlenden Sch.W. muß die Reihe hier aus diesen und den Prozentwerten der bunten Pflanzen gemeinsam erstellt werden.

Tabelle 5. *Scheckungswerte und prozentualer Anteil der bunten Pflanzen an Aussaaten von Kreuzungen mit der klbl. weißen Hookeri bi. als Mutter.*

Nr.	Art	Zahl der Pflanzen	Sch. W.	Bunte Pflanzen %	Nr.	Art	Zahl der Pflanzen	Sch. W.	Bunte Pflanzen %
1	*Lamarckiana* St.	192	86,17	68,2	7	*suaveolens* . . .	60	—	13,3
2	*blandina* St. . .	127	87,17	41,2	8	*pictirubata* . . .	355	99,90	2,4
3	*rubricaulis* . . .	89	—	38,2	9	*parviflora* . . .	66	99,97	1,5
4	*Hookeri* St. . .	88	93,86	13,5	10	*r-syrticola* . . .	150	100,00	0,0
5	*Bauri*	213	95,24	25,5	11	*ammophila* . . .	204	100,00	0,0
6	*biennis* Mü. . .	56	—	20,5	12	*atrovirens* . . .	207	100,00	0,0

Wenn man die Tabellen 3 und 5 nebeneinander betrachtet und die Schwierigkeiten der Einschätzung der Kreuzungen mit der weißen klbl. *Hookeri* bi. als Mutter bedenkt, so ergibt sich doch eine bemerkenswerte Übereinstimmung. Als Mindestergebnis kann man eine Unterscheidung von schwachen und starken Arten gewinnen, die sich um *biennis* und *suaveolens* als Mitte gruppieren.

Diese Ergebnisse lassen sich theoretisch auf verschiedene Weise deuten. Die gegebenen Möglichkeiten sollen im folgenden dargelegt und geprüft werden.

III. Deutung der Ergebnisse. 1. Die Frage, ob es Verschiedenheiten des Genoms sind, die an der verschieden starken Scheckung die Schuld tragen, wurde oben (S. 187 f.) schon gestreift. Wenn ja, so würde auf Grund der Heterogamie der meisten Oenotheren zu erwarten sein, daß auch ein starker Vater als Mutter schwach sein könnte und umgekehrt. Das ist aber nicht beobachtet. Gegen diese Deutung spricht auch das fast gleiche Verhalten von *atrovirens* und *pictirubata* (Tabelle 2 und 5), die die gleichen Plastiden besitzen, aber zwei völlig verschiedene Bastarde, *hookeriflexa* und

hookerirubata, liefern. Umgekehrt ist etwa, infolge der Verschiedenheit der Plastiden, die *hookerirubata*, die aus *Hookeri* bi. klbl. weiß × *biennis* Mü. gewonnen ist, deutlich unterschieden von der genisch gleichen *hookerirubata*, die aus *Hookeri* bi. klbl. weiß × *pictirubata* stammt (Tabelle 2 und 5).

Die Prüfung der halbheterogamen Formen mit zwei verschiedenen Eizellenkomplexen ergab jedoch Unterschiede. Bei *rubricaulis* liegen die Scheckungswerte der *rubatae* ausnahmslos höher als die der *tinctae*, ebenso auch die Prozentsätze der bunten Pflanzen; bei *Lamarckiana* St. liegen mit einer Ausnahme die Scheckungswerte der *velutinae* höher als die der *laetae*, die Prozentwerte der bunten Pflanzen sind ausnahmslos bei den *velutinae* höher; bei *suaveolens* läßt sich ein sicherer Unterschied zwischen den *albicans*- und den *flavens*-Formen nicht feststellen und ebenso ist es bei *biennis* Mü. (genaue Daten über alle diese Formen finden sich in der Dissertation). Die festgestellten Unterschiede müssen zwar durch eine Reihe von Kreuzungen noch weiter gesichert werden (die Versuche sind im Gange), es läßt sich auf Grund der Tabelle 3 (S. 190) jedoch schon sagen, daß die Genomeinflüsse nicht sehr groß sein können, da auch bei einer gesonderten Betrachtung der in den betreffenden Fällen entstandenen Einzeltypen mit einer einzigen Ausnahme (s. S. 191) keine Art aus der durch die gemeinsamen Werte festgelegten Reihenfolge gestoßen worden wäre. Auch die auf S. 207 mitgeteilten Erfahrungen schließen einen Einfluß des Genoms weitgehend aus. Nach den auf S. 208f. dargestellten Befunden bedarf die Frage nach einem möglichen Einfluß der Gene aber noch einer weiteren Diskussion.

2. Der Effekt könnte darauf zurückgeführt werden, daß die einzelnen Oenotherenarten eine ungleiche Zahl von Plastiden in ihren Spermazellen enthalten, wobei vorausgesetzt werden soll, daß alle in den Spermazellen enthaltenen Plastiden auch tatsächlich ins Ei gelangen. Die Ergebnisse der Kreuzungen mit der weißen klbl. *Hookeri* bi. als Mutter lassen sich auf diese Weise mit Hilfe einfacher Zusatzannahmen (s. Dissertation) leicht erklären. Bezüglich der Kreuzungen mit der klbl. weißen *Hookeri* bi. als Vater scheidet diese Erklärungsmöglichkeit aber aus, und es müßte sich hier in allen Fällen ein im Durchschnitt gleicher Prozentsatz von bunten Pflanzen und ein ähnlicher Grad der durchschnittlichen Scheckung ergeben. Dies widerspricht aber völlig den Ergebnissen der Tabelle 1. Diese werden auf Grund verschiedener Plastidenzahlen nur dann erklärbar, wenn man zugleich annimmt, daß auch in den Eizellen der verschiedenen Arten sich eine spezifisch verschiedene durchschnittliche Anzahl von Plastiden befindet, und zwar so, daß die Formen mit vielen Plastiden in den Spermazellen auch viele Plastiden in den Eizellen enthalten und umgekehrt. Die Möglichkeit dieser Erklärung steht und fällt also mit der Feststellung, ob die Spermazellen oder die Eizellen

der einzelnen Oenotherenarten verschiedene oder etwa gleiche Plastidenzahlen enthalten. Eine Klärung schien hier sehr schwierig zu sein. KAIENBURG hat die Pollenplastiden eingehend untersucht. Sie sinken nach ihren Angaben in den generativen Zellen bis auf eine Größe von 0,2—0,3 μ herab (S. 381). Wie schon auf S. 183 erwähnt, erschien mir bei den methodischen Schwierigkeiten, die eine Untersuchung der Spermazellen bietet, und bei der außerordentlichen Kleinheit der Objekte ein Versuch, die Plastiden dort zu zählen, wenig aussichtsreich zu sein. In den Eizellen geht, wieder nach KAIENBURG (S. 394), die Größenreduktion der Plastiden nicht so weit wie in den Spermazellen; ihre durchschnittliche Größe beträgt hier 0,4—0,6 μ. Da KAIENBURG aber auch noch kleinere, bei der Färbung sich ähnlich wie Plastiden verhaltende Gebilde vorfand, so war es ihr nicht möglich, die Zahl der Plastiden sicher zu ermitteln. Der Versuch schien mir aber dennoch lohnend, da es unter Umständen für die Fragen der Plastidenvererbung schon von großem Wert sein konnte, die Menge der Plastiden in den Eizellen der verschiedenen Arten wenigstens größenordnungsmäßig festzulegen.

Zur Untersuchung wurden Fruchtknoten von *O. Lamarckiana* St., *blandina* St., *parviflora* und *atrovirens* fixiert, also jeweils von zwei Arten, die in ihren Scheckungswerten sehr große Unterschiede aufweisen. Wenn Unterschiede in den Plastidenzahlen für die unterschiedlichen Scheckungswerte verantwortlich gemacht werden konnten, dann mußten sie sich in diesen extremen Fällen am deutlichsten nachweisen lassen. Der Zeitpunkt der Fixierung wurde so gewählt, daß die Embryosäcke gerade befruchtungsreif waren. Fixiert wurde zum Teil mit Navaschin, zum anderen Teil mit Régaud. Die Färbungen wurden vorgenommen mit Säurefuchsin nach ALTMANN in der Abänderung nach NOACK (1921, S. 6), zur Kontrolle auch mit Eisenhämatoxylin. Die Schnittdicke der Paraffinschnitte war durchwegs 8 μ. Zum Nachweis der Stärke dienten Jodjodkalium und Chloraljod.

Zunächst konnte festgestellt werden, daß sich in allen Zellen des Nucellus Plastiden befanden, die viel Stärke gebildet hatten. Diese färbte sich besonders tief violett in den Zellreihen, die sich zwischen den Synergiden und der Mikropyle erstrecken, und in den Zellschichten, die dem Embryosack unmittelbar benachbart sind. Von dort nach außen war eine deutliche Veränderung der Färbung festzustellen; die Stärke färbte sich blasser, und über rotviolett schlug die Farbe in ein mehr oder weniger starkes Rotbraun um. Nach A. MEYER (1886, S. 337) ist dieses Verhalten darauf zurückzuführen, daß die Stärkekörner neben der Amylose noch Amylodextrin und Dextrin in größeren Mengen enthalten. Stärkeführende Plastiden mit einer ähnlichen Rotbraunfärbung nach Behandlung mit Jodjodkalium traten in allen beobachteten Fällen auch in den

Eizellen und in den Synergiden auf, und fanden sich ebenso in der Umgebung des Polkernes. Solche rötlich gefärbten Stärkekörner wurden schon in den Embryosäcken verschiedener Pflanzen gefunden (SCHNARF 1941, S. 173f.). In den Eizellen von *Oenothera* hat sie ISHIKAWA (S. 282) abgebildet; KAIENBURG (S. 394) hat sie jedoch nicht entdecken können. Mit Chloraljod zeigten die Stärkekörner nur kurze Zeit einen hellvioletten Schimmer, mit Jodjodkalium war die Rotbraunfärbung stets deutlich und haltbar.

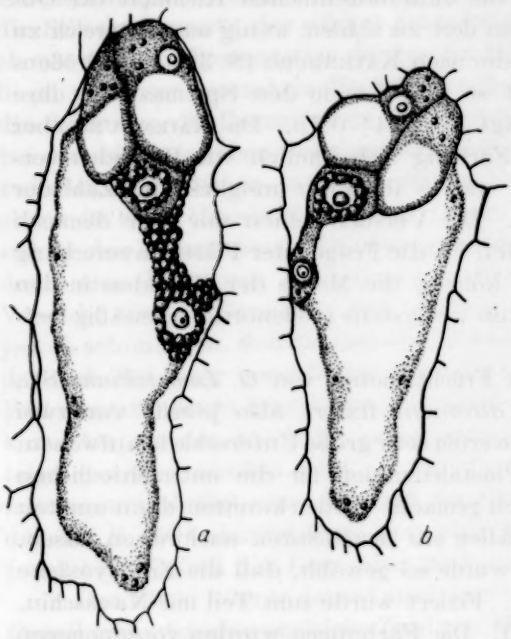

Abb. 1a u. b. Embryosäcke von *Lamarckiana* St. (a) und *atrovirens* (b). Eizellen mit stärkeführenden Plastiden. Bei *Lamarckiana* solche auch zwischen Eizelle und Polkern. Vergr. 1800×.

Bezüglich der Plastidenverteilung im Nucellusgewebe waren die Verhältnisse bei allen untersuchten Formen gleich. In der Verteilung der Plastiden auf die Elemente des Embryosackes zeigten sich aber Verschiedenheiten:

a) *O. atrovirens.* In den Eizellen, den Kern dicht umlagernd, stärkehaltige Plastiden. Durchschnittliche Anzahl 26; Durchmesser 0,4—1,2 μ. In den Synergiden etwa 6, um den Polkern herum 8—10 gleichgestaltete Plastiden. Am Polkern des öfteren auch fehlend (s. Abb. 1).

b) *O. parviflora.* In den Eizellen stärkehaltige Plastiden dicht um den Kern. Durchschnittszahl 31; Durchmesser meist 2,5 μ (1,2—3,0 μ). In den Synergiden und um den Polkern Plastiden in wechselnder Zahl.

c) *O. Lamarckiana* St. Stärkehaltige Plastiden dicht um den Eikern. Durchschnittszahl 30; Durchmesser 1—2 μ. Sehr charakteristisch war, daß der Plasmastrang, der den Polkern mit der Eizelle verbindet, dicht mit stärkeführenden Plastiden angefüllt war, die dann auch den Polkern selbst in großer Zahl umlagerten. In einem Fall wurden hier allein 84 Plastiden gezählt. Mitunter war der Polkern mit der Wand des Embryosackes noch durch einen längeren Plasmastrang verbunden, der ebenfalls dicht mit stärkeführenden Plastiden besetzt war (s. Abb. 1).

d) *O. blandina* St. In den Eizellen Plastiden mit Stärke. Durchschnittszahl 31; Durchmesser 0,7—2,0 μ (0,3—2,5 μ). Auch die kleinsten führten noch Stärke. In den Synergiden wenige stärkeführende Plastiden; um den Polkern regelmäßig Plastiden in geringerer Zahl.

Die Durchschnittszahlen der Plastiden in den Eizellen und die festgestellten Extremwerte sind in der Tabelle 6 noch einmal vergleichend

aufgeführt. Die Durchschnittswerte sind dabei aus je 20 Auszählungen gewonnen.

Die Werte für *atrovirens* sind in der Tat etwas geringer als die für die anderen Arten. Zwischen der schwachen *parviflora* und den beiden starken Arten *Lamarckiana* und *blandina* ist aber sicher kein Unterschied vorhanden. Auch der Unterschied zwischen der *atrovirens* und den drei anderen Arten ist so gering, daß man eine Ableitung der Verschiedenheit der Scheckungswerte nicht auf Unterschieden in den Plastidenzahlen der Eizellen aufbauen kann. Diese Möglichkeit kann also ausgeschlossen werden, und damit, gemäß S. 194f., auch jene, die auf verschiedenen Plastidenzahlen in den Spermazellen basierte.

Tabelle 6. *Zahl der Plastiden in den Eizellen einiger Oenotherenarten.*

atrovirens	14	— *26* —	36
parviflora	20	— *31* —	39
Lamarckiana St. . .	21	— *30* —	36
blandina St.	25	— *31* —	38

3. Eine weitere Möglichkeit, die Ergebnisse der Tabellen 1—5 zu erklären, besteht, wenn man annimmt, daß die Eizellen der verschiedenen Arten dem Eindringen der Spermazellen einen verschiedenen Widerstand entgegensetzen, der etwa durch die verschiedene Dichte der Membran der Eizelle und allenfalls auch durch eine verschiedene Viscosität des Eiplasmas gegeben wäre. Dadurch könnte die Plasmahülle des Spermakernes, die die Plastiden enthält, beim Eindringen in die Eizelle mehr oder weniger, und zwar bei den einzelnen Arten in verschiedenem Maße, abgestreift werden. Daß die Plasmahülle um die Spermakerne bis zum Eintritt in den Embryosack erhalten bleibt, konnte Ishikawa (S. 292) beobachten, und Kaienburg hat (S. 395) diese Beobachtung bestätigt.

Diese Annahme könnte aber wieder nur die Ergebnisse der Kreuzungen mit der weißen klbl. *Hookeri* bi. als Vater erklären. Die Erklärung der Befunde aus den reziproken Kreuzungen bedarf auch hier der Zusatzannahme, daß jene Arten, die als Mütter dem Eindringen der väterlichen Plastiden am meisten Widerstand entgegensetzen, auch zugleich im männlichen Gametophyten so beschaffen sind, daß die Plasmahüllen der Spermakerne bedeutend schwerer abgestreift werden können als bei Arten, deren Eizellen dem Eindringen des väterlichen Plasmas fast keine Schwierigkeiten bieten. Eine solche Coadaptation könnte wohl möglich sein. Diese Deutungsmöglichkeit ist also weiter im Auge zu behalten und läßt sich zudem durch eine Anzahl weiterer Versuche, wenn auch nicht völlig klären, so doch genauer umreißen:

In den Kulturen von Prof. Renner befinden sich, wie auf S. 183 angeführt, neben der normalen *Hookeri* St. noch zwei *Hookeri*-Formen; die eine, *Hookeri* bi., enthält an Stelle der *Hookeri*-Plastiden solche von *biennis*, und die zweite, *Hookeri* klbl. bi., hat außerdem noch im Verlauf ihrer Entstehung (über *albihookeri*) von *albicans* durch Crossing-over

einen Blütengrößefaktor übernommen (RENNER 1925, S. 103). In ihrer Nachkommenschaft trat 1946 der Weißscheck auf, mit dem unter dem Namen *Hookeri* klbl. bi. weiß alle bisher erwähnten Kreuzungen ausgeführt wurden.

Kreuzt man nun diese drei *Hookeri*-Formen jeweils mit der weißen Form der klbl. *Hookeri* bi., so erhält man folgende Ergebnisse:

a) *Hookeri* klbl. bi. weiß ♂.
♀ *Hookeri* St.: Sch.W. 0,00; keine bunten Pflanzen. (797 Pflanzen geprüft.)
Hookeri bi.: Sch.W. 0,22 und 0,23; bunt 8,1% und 9,4%. (357 Pflanzen.)
Hookeri klbl. bi.: Sch.W. 0,27; bunt 18,0% und 13,8%. (254 Pflanzen.)

b) *Hookeri* klbl. bi. weiß ♀.
♂ *Hookeri* St.: Sch.W. 93,86; bunt 13,5%. (82 Pflanzen.)
Hookeri bi.: Sch.W. 99,90; bunt 6,2%. (234 Pflanzen.)
Hookeri klbl. bi.: Sch.W. 97,43; bunt 9,1%. (189 Pflanzen.)

Die beiden in ihrem Plastidenbestand gleichen Formen sind in ihren Scheckungswerten einander also weit ähnlicher als jede von ihnen der *Hookeri* St.

In den Kulturen von Prof. RENNER wird außerdem seit 1935 eine *pictirubata* gehalten, die mit den Plastiden von *Lamarckiana* ausgestattet ist (über ihre Entstehung s. RENNER 1936, S. 274ff. und 1937, S. 648). Die normale *pictirubata* besitzt *atrovirens*-Plastiden. Kreuzt man die beiden nur durch ihre Plastiden verschiedenen Formen mit der weißen klbl. *Hookeri* bi., so erhält man noch deutlichere Unterschiede als bei den *Hookeri*-Kreuzungen:

a) *Hookeri* klbl. bi. weiß ♂.
♀ *pictirubata:* Sch.W. 18,36 u. 17,89; bunt 71,5% u. 66,2%. (219 Pflanzen.)
pictirubata Lam.: Sch.W. 1,57; bunt 28,5% u. 18,2%. (187 Pflanzen.)

b) *Hookeri* klbl. bi. weiß ♀.
♂ *pictirubata:* Sch.W. 99,77, 100,0, 99,81; bunt 2,5%, 0,0%, 4,8%. (355 Pflanzen.)
pictirubata Lam.: Sch.W. 77,22, 73,04, 84,86; bunt 45,9%, 58,0%, 47,8%. (250 Pflanzen.)

Ähnliche Ergebnisse liefern auch die Kreuzungen der drei *Hookeri*-Formen mit der *Lamarckiana* St. oder der *blandina* St., wie sie in anderem Zusammenhang auf S. 222f. dargestellt sind. Daß die Unterschiede sich am deutlichsten bei den Kreuzungen mit den beiden plastidenverschiedenen *pictirubatae* herausgestellt haben, liegt wohl daran, daß, wie aus der Tabelle 3 (S. 190) zu ersehen ist, die Unterschiede zwischen den Plastiden der *Lamarckiana* und denen der *pictirubata* auch größer sind als die zwischen der *Hookeri* und der *biennis*.

Hookeri St. und *Hookeri* bi., *pictirubata* und *pictirubata* Lam. unterscheiden sich allein durch die Qualität ihrer Plastiden voneinander. Dennoch verhalten sie sich bezüglich der Konkurrenzfähigkeit ihrer Farbqualität mit der der weißen klbl. *Hookeri* bi. stets so, als wären sie völlig verschiedene Arten, gleichgültig, ob man sie als Väter oder als Mütter

verwendet. Dies ist wieder ein Beweis dafür, daß es die verschiedene Qualität der Plastiden ist und nicht die des Genoms, die den verschiedenen Grad der Buntheit in den einander entsprechenden Versuchsreihen bewirkt.

Da bei einem bloßen Austausch der Plastiden Wirkungen, die das Eindringungsvermögen der Spermazellen in die Eizellen verändern, nicht zu erwarten sind, so scheidet die Deutung 3 (S. 197) hier aus, außer man nimmt an, daß die verschiedenen Formen nicht nur andere Plastiden, sondern auch das zu diesen Plastiden gehörige Plasma enthalten. Für die *Hookeri* bi. ist das sehr wahrscheinlich, da sie aus einer Ausgangskreuzung mit *biennis* als Mutter stammt; *pictirubata* Lam. ist aber aus einer Anfangskreuzung mit *atrovirens* als Mutter und *Lamarckiana* als Vater entstanden (Renner 1936, S. 274). Hier würde man mit Renner (1937, S. 648) eher annehmen, daß die *Lamarckiana*-Plastiden in das Plasma von *atrovirens* eingelagert sind. Die Angaben bei Michaelis (1949, S. 176) lassen jedoch auch die andere Möglichkeit, daß sich die *Lamarckiana*-Plastiden auch im *Lamarckiana*-Plasma befinden, durchaus wahrscheinlich erscheinen, da verschiedene Plasmen sich anscheinend gar nicht so leicht miteinander vereinigen. Das haben auch Cienkowski (1863) an Myxomyceten, Okada (1930) an Protozoen und Conard (1931) an *Degagnya (Spirogyra) maiuscula* schon festgestellt. Küster (1939) und Michel (1937) fanden bei Plasmapfropfungen auch nach völliger Plasmaverschmelzung und auch beim Vorhandensein von Plasmaströmung, daß die Chloroplasten niemals aus dem Plasma, zu dem sie gehörten, heraustraten. Schließlich lassen die Untersuchungen von Michaelis an *Epilobium* (1935, S. 486) es sehr wahrscheinlich erscheinen, daß die von der Mutter und die vom Vater stammenden Plasmen sich ähnlich wie die Plastiden im Verlauf der Zellteilungen im Bastard wieder entmischen können, wobei die Entmischung immerhin so verlaufen könnte, daß die jeweils zusammengehörigen Plasmen und Plastiden vereinigt bleiben.

Bei dieser Annahme, nämlich daß „*pictirubata* mit *Lamarckiana*-Plastiden" auch zugleich bedeutet „*pictirubata* mit *Lamarckiana*-Plasma", würden die Spermazellen und die Eizellen dieser Form *Lamarckiana*-Plasma enthalten, und dieses könnte kraft seiner (vielleicht) spezifischen Viscosität und seiner Wandbildungsart bezüglich der Eindringungsfähigkeit der Spermazellen in die Eizellen so reagieren, wie das für *Lamarckiana* typisch ist. Die Verschiedenheiten in der Vererbung der Plastiden ließen sich dann tatsächlich zurückführen auf eine durch das Plasma bedingte verschiedene Intrabilität der Eizellen für die Pollenplastiden. Gegen diese Ansicht spricht allerdings die Tatsache, daß bei *Oenothera* Plasmaunterschiede irgendwelcher Art bisher nicht gefunden worden sind, im Gegensatz zu der von Schwemmle studierten *Raimannia*.

4. Das verschieden häufige Auftreten bunter Pflanzen und die quantitative Verschiedenheit der Buntheit der einzelnen Kreuzungsserien kann auch auf die verschiedene Qualität der Plastiden selbst zurückgeführt werden. Die Plastiden der einzelnen Oenotherenarten unterscheiden sich dann durch eine verschiedene, artspezifische Vermehrungsgeschwindigkeit, wie das von RENNER (1924, S. 317 und 1929, S. 30) bereits vermutet wurde. In den befruchteten Eizellen der Bastarde befinden sich jeweils zweierlei Plastidensorten, die sich nicht nur in ihren Farbqualitäten sondern auch in ihrer Vermehrungsrate unterscheiden. Werden vom Vater weniger Plastiden in die Eizelle gebracht als dort bereits vorhanden sind, so erklärt dies die Neigung aller Kreuzungsergebnisse nach der Seite der Mutter hin.

Die verschiedene Vermehrungsgeschwindigkeit der beiden Plastidensorten bedingt aber dann Konkurrenzerscheinungen, die im Verlauf der Entwicklung zu einer mehr oder weniger großen Verschiebung des Ausgangsverhältnisses der Plastidenzahlen führen. Die Verschiebung kann so lange fortschreiten, bis die beiden Plastidensorten im Laufe der Zellteilungen in verschiedene Zellen auseinandersortiert sind (s. auch S. 212 f.). Das ist nach meinen Erfahrungen (s. S. 201) bei der Bildung des 3. oder 4. Laubblattes der Fall. In diesen findet man nur noch selten gemischte Zellen, während sie in den Keimblättern und den Primärblättern immer wieder zu beobachten sind. Das Aussehen der bunten Keimpflanzen, wenn sie die Keimblätter und die beiden Primärblätter gebildet haben, ist dann in der Tat das Ergebnis der Auseinandersetzung der beiden Plastidensorten infolge ihrer verschiedenen Vermehrungsgeschwindigkeit.

Die Annahme einer artspezifisch verschiedenen Vermehrungsgeschwindigkeit deutet ohne jede Zusatzannahme die Ergebnisse der Tabellen 1—5. Als Vater wie als Mutter ist die Art mit den vermehrungsschnelleren Plastiden die stärkere, und die Ergebnisse sind unabhängig von der verschiedenen genischen Zusammensetzung der Bastarde, da die Vermehrungsgeschwindigkeit eine Eigenschaft der Plastiden selbst ist. Auch die Angaben über die *Hookeri* St. und die *Hookeri* bi., sowie über *pictirubata* und *pictirubata* Lam. (S. 198) lassen sich auf diese Weise zwanglos deuten.

Von den vier theoretisch gegebenen Möglichkeiten können also die ersten beiden ausgeschaltet werden. Von den beiden restlichen ist die Hypothese der verschiedenen Vermehrungsgeschwindigkeit der Plastiden einfacher und hat mehr Wahrscheinlichkeit für sich als die einer verschiedenen Intrabilität der Eizellen, da diese, wie oben erwähnt, das Vorhandensein artspezifisch verschiedener Plasmen voraussetzt und gerade bei *Oenothera* jeder Hinweis darauf bis jetzt völlig fehlt.

G. Weitere Beweise für die verschiedene Vermehrungsgeschwindigkeit der Plastidensorten.

Das Vorhandensein artspezifischer Plastiden mit einer verschiedenen Vermehrungsgeschwindigkeit müßte sich bei den einzelnen Pflanzen der

verschiedenen Versuchsserien auch in einer verschiedenartigen Zusammensetzung der sog. gemischten Zellen zeigen. Es müßte in ihnen im Laufe der Zellteilungen im Durchschnitt allmählich zu einer Anreicherung der Plastiden mit der höheren Vermehrungsrate kommen.

In den Blättern erwachsener Pflanzen paralbomaculater Arten haben sich gemischte Zellen bisher nur äußerst selten finden lassen (CORRENS 1922, S. 480; 1937, S. 16; RENNER 1924, S. 310). CORRENS hat deshalb auch lange an der durch BAUR und RENNER gegebenen Deutung der Vorgänge gezweifelt; denn nach der Rechnung müßten bei rein mechanischer Auseinandersortierung auch in den ausgewachsenen Blättern Zellen mit grünen und weißen Plastiden zu finden sein (CORRENS 1922, S. 478; 1937, S. 16). Eine verschiedene Teilungsrate der beiden Plastidensorten schloß CORRENS auf Grund anderer Überlegungen aus (darüber s. S. 212f.), obwohl mit ihrer Hilfe das Fehlen gemischter Zellen in ausgewachsenen Blättern leichter zu erklären gewesen wäre.

Gemischte Zellen wurden bisher gefunden von GREGORY (1915, S. 305) bei *Primula sinensis*, von CORRENS bei *Capsella bursa pastoris albovariabilis* (1919, S. 590), von FUNAOKA bei *Stellaria media* und *Senecio vulgaris* (1924, S. 363) und von KRUMBHOLZ in den Kotyledonen von *Oenotheren*-Bastarden (1925, S. 229). Ich habe sie, wie oben erwähnt, fast stets in den Keimblättern und in den Primärblättern meiner bunten Pflanzen gefunden. In den folgenden Blättern waren sie nur noch sehr selten vorhanden, und in den Blättern von älteren Pflanzen fehlten sie völlig. Die Aussortierung der Plastiden scheint also ziemlich rasch zu erfolgen und mit der Bildung der Primärblätter fast beendet zu sein[1, 2].

Zur vergleichenden Auszählung der Plastiden wurden Pflanzen ausgewählt, die aus Aussaaten stammten, die sich in ihren Scheckungswerten stark unterscheiden. Die Untersuchungen wurden so durchgeführt, daß von der Blattunterseite, und zwar von Stellen, an denen

[1] STURM (SCHWEMMLE und Mitarbeiter 1938, S. 713) mißt der Beachtung gemischter Zellen auf Grund seiner Beobachtungen an bunten Pflanzen der Kreuzungen *O. Berteriana* mit *O. odorata* keinen Wert bei, da er dort „Mischzellen" auch bei ausgewachsenen Pflanzen sehr häufig findet, bei denen es sich aber gar nicht um Zellen mit zwei verschiedenen Plastidensorten handelt, sondern um ein und dieselbe Plastidenart in verschiedenen Zuständen der Ausbleichung; die einzelnen Plastiden-„Individuen" werden dort eben nicht gleichmäßig von der Störung berührt. Der Vorgang entspricht etwa der Ausbleichung, wie sie für die *hookerivelutina* u. a. auf S. 217f. beschrieben ist. In dem hier betrachteten Fall handelt es sich aber stets um den eindeutigen Unterschied zwischen einer grünen und einer farblosen Plastidensorte, die niemals durch Übergangsformen miteinander verbunden sind.

[2] RHOADES (1949, S. 38) meint, ausgehend von Fällen, in denen keine gemischten Zellen gefunden wurden, oder bei denen die grünen und die blassen Areale panaschierter Blätter durch Übergangszonen miteinander verbunden sind, „qu'il n'existe pas de raisons convaincantes qui permettent d'affirmer que le type de panachure connu sous le terme de « status albomaculatus » soit dû à la ségrégation somatique de types différents de plastes". Bei den hier untersuchten paralbomaculaten Formen sind aber gemischte Zellen sicher vorhanden, und die beiden Plastidensorten sind ohne Zwischenformen streng voneinander getrennt.

grünes und weißes Gewebe aneinandergrenzte, Flächenschnitte hergestellt und in Wasser oder 4%iger Rohrzuckerlösung betrachtet wurden. Die weißen und die grünen Plastiden waren in allen Fällen gut zu unterscheiden. Übergangsformen, die Zweifel an der Zuordnung zu weiß oder grün hätten aufkommen lassen können, waren an ausgewachsenen Blättern niemals zu beobachten. Das Verhältnis der weißen zu den grünen Plastiden wechselte in allen Fällen ziemlich stark, wie das bei der Zufälligkeit ihrer Verteilung auf die Tochterzellen bei jeder Zellteilung auch zu erwarten war. Wenn man aber die Durchschnittswerte aus einer größeren Zahl von gemischten Zellen betrachtete, so verschob sich das Gesamtverhältnis der grünen und weißen Plastiden in der Tat, mit zunehmendem Scheckungswert der betreffenden Serie, zugunsten der weißen Plastiden, wie das nach den Darlegungen auf S. 201 zu erwarten war. Die Ergebnisse der Auszählungen sind in der Tabelle 7 dargestellt.

Tabelle 7. *Änderung des prozentualen Anteils grüner und farbloser Plastiden in gemischten Zellen im Zusammenhang mit der Höhe des Scheckungswertes.*

Vers. Nr.	Mutter (Vater: *Hookeri* bi., klbl. weiß)	Sch. W.	Zahl der beobachteten Zellen	Durchschnitt		Plastiden weiß %	Plastiden grün %	Extremwerte	
				Plastiden weiß	Plastiden grün			zugunsten von weiß	zugunsten von grün
5134	*Bauri* . . .	0,08	20	14,2	31,8	32,4	67,6	25:20	9:53
5106	*Hookeri* bi. .	0,23	30	11,1	25,6	30,0	70,0	16:18	4:29
5130	*rubricaulis* .	1,02	30	20,3	25,3	44,5	55,5	39:13	12:47
5135	*parviflora* . .	5,68	20	18,4	25,6	42,0	58,0	20:18	6:27
5107	*atrovirens* . .	16,12	30	23,7	20,3	54,0	46,0	23:07	17:30
5111	*pictirubata* .	17,89	30	22,0	15,9	58,0	42,0	24:06	9:22

Auffällig ist an den Ergebnissen der verhältnismäßig geringe Unterschied in den Prozentzahlen der weißen und grünen Plastiden. Die Verhältniszahl der weißen Plastiden erhöht sich von der schwach gescheckten Kreuzung mit *O. Bauri* als Mutter bis zu der am stärksten gescheckten Kreuzung mit der *pictirubata* nicht einmal ganz auf das Doppelte, während der Scheckungswert um ein Vielfaches und die Prozentzahlen der bunten Pflanzen (s. Tabelle 8, S. 205) um etwa das 7fache zunehmen. Auffällig ist auch, daß eine Gleichwertigkeit der verschiedenen Plastidensorten, die in einem Verhältnis von 1:1 sich zu erkennen geben müßte, erst bei den höheren Scheckungswerten erreicht wird, und in allen anderen Fällen sich eine Überlegenheit der grünen Plastiden zeigt, wie sie auch von KRUMBHOLZ (S. 229) schon festgestellt wurde[1]. Die Frage,

[1] KRUMBHOLZ, ein Schüler RENNERS, führt (1925, S. 230) die zahlenmäßige Überlegenheit der grünen Plastiden in den gemischten Zellen auf Wirkungen der beiden verschiedenen Plastidensorten aufeinander zurück, bei denen die grünen Plastiden

welche der untersuchten Plastidensorten sich in ihrer Stärke, d. h. Durchsetzungsfähigkeit, ähnlich sind, soll aber erst später (S. 231) aufgegriffen werden. Hier sei zunächst nur festgehalten, daß das Ergebnis der Auszählung der Plastiden in gemischten Zellen der Deutung der Verschiedenheiten der Scheckung durch eine artspezifisch verschiedene Vermehrungsgeschwindigkeit der Plastiden nicht widerspricht, sondern im Gegenteil die daraus sich ergebenden Forderungen erfüllt, wenn auch die ermittelten Werte weniger stark differieren, als man hätte annehmen wollen.

H. Die Kreuzungen mit der weißen blandina und ihre Scheckungswerte.

Bei der auf Grund der bisher errechneten Scheckungswerte aufgestellten Reihe der Arten hatte sich eine Vierergruppe verhältnismäßig dicht zusammengedrängt. *Hookeri* St. und *blandina* St. hatten sich mit einem Sch.W. von 0,00 überhaupt nicht mehr trennen lassen, und *Bauri* und *Lamarckiana* St. waren so dicht gefolgt, noch dazu mit einer in den verschiedenen Jahren verschiedenen Reihenfolge, daß eine sicherere Einreihung wünschenswert gewesen wäre. Diesem Wunsch kam 1950 ein glücklicher Zufall zu Hilfe. In den Kulturen von Prof. Renner trat an einer *Oe. blandina* offensichtlich infolge einer Plastidenmutation ein weißrandiger Zweig auf [1]. Mit den Blüten dieses weißrandigen Zweiges hat Prof. Renner Kreuzungen durchgeführt und mir die Früchte zur Auswertung überlassen. 1951 habe ich dann mit derselben Form die Versuche in größerem Umfange fortsetzen können.

An die Ergebnisse dieser Kreuzungen waren, wenn man die Hypothese einer verschiedenen Vermehrungsgeschwindigkeit der Plastiden zugrunde legte, im Hinblick auf die mit der weißen klbl. *Hookeri* bi. erzielten Ergebnisse ganz bestimmte Erwartungen zu stellen.

Da die *Lamarckiana*-Plastiden eine größere Vermehrungsgeschwindigkeit besitzen sollten als die *biennis*-Plastiden der weißen klbl. *Hookeri*, mußten sie sich stets stärker durchzusetzen vermögen als diese. Dies

im Vorteil sein sollen. Rhoades scheint diese Arbeit nicht zu kennen, da er schreibt (1949, S. 37), daß die Hypothese einer mechanischen Auseinandersortierung zweier Plastidensorten ihm „un peu naïve" erscheint, weil sie nicht berücksichtigt, daß die beiden Plastidensorten sich in ständiger Konkurrenz (réactions de compétition) befinden, und berichtigend meint: „On doit s'attendre à ce que l'un des deux plastes possède un plus grande puissance de survie, due peut-être à une vitesse plus élevée de reproduction, conduisant à la suppression éventuelle ou à la disparition du plaste le moins favorisé". Diese Möglichkeit einer verschiedenen Vermehrungsgeschwindigkeit der Plastiden wurde aber von Renner schon von jeher in Erwägung gezogen (1924, S. 31; 1929, S. 30; 1937, S. 650).

[1] Es handelte sich bei dieser *blandina* nicht um die *blandina* St., sondern um die auf S. 183 erwähnte zweite Form. Sie war gewonnen aus [R-*Lamarckiana* St. × *blandina* spcr (Renner 1949/19)] = *levolaeta* selbstbestäubt (Renner 1950/96). Nach der Entstehung war zu erwarten, daß sie *Lamarckiana* St.-Plastiden besitzen würde.

mußte sich darin äußern, daß in allen Kreuzungen, wenn statt der weißen *Hookeri* die weiße *blandina* als Vater verwendet wurde, sowohl die Zahl der auftretenden Schecken wie auch der Sch.W. sich erhöhte.

Zugleich mit dieser Erhöhung des Sch.W. sollte dann aber auch eine Trennung von *Hookeri* St. und *blandina* St. durch die Zuordnung verschiedener Sch.W. erfolgen können. Es war ja nicht zu erwarten, daß beide Arten tatsächlich gleich wären, sondern es war viel eher wahrscheinlich, daß ihr gemeinsamer Sch.W. von 0,00 dadurch bedingt war, daß es einen bestimmten Grenzwert in den Unterschieden der Vermehrungsgeschwindigkeiten (s. auch S. 233 und 235f.) gibt, bei dessen Überschreitung sich die als Vater verwendete Art in ihren Plastidenqualitäten der Mutter gegenüber nicht mehr bemerkbar machen kann, und dieser Grenzwert wird im Vergleich mit den *biennis*-Plastiden der weißen *Hookeri* bi. sowohl von der *Hookeri* St. wie von der *blandina* St. überschritten. Die absoluten Werte ihrer Vermehrungsgeschwindigkeiten können dabei wohl noch verschieden sein. Da nach den Ergebnissen der Tabelle 3 (S. 190) die *Lamarckiana*-Plastiden aber bedeutend stärker sind als die von *biennis*, war zu erwarten, daß mit ihnen dieser Grenzwert nicht mehr erreicht und infolgedessen eine Trennung der beiden Arten ermöglicht würde.

Schließlich war noch zu fordern, wenn die Stärke der Scheckung tatsächlich auf Plastidenunterschieden und nicht auf Genomverschiedenheiten beruhte, daß die Reihenfolge der Arten nach ihrer Stärke, so wie sie sich in den Kreuzungen mit der weißen klbl. *Hookeri* bi. ergeben hatte, im wesentlichen bestehen bleiben würde.

Mit ganz geringen Ausnahmen wurden, da nur wenige Blüten zur Verfügung standen, nur Kreuzungen mit der weißen *blandina* als Vater durchgeführt. (Zur Begründung s. die Darlegungen auf S. 183 und 191f.) Geprüft wurden im Laufe von 2 Jahren etwa 2500 Pflanzen. Die Einzelergebnisse sind in einer großen Zahl von Tabellen in der Dissertation niedergelegt.

Die einander entsprechenden Ergebnisse der Kreuzungen, bei denen entweder die weiße klbl. *Hookeri* bi. oder die weiße *blandina* als Väter verwendet wurden, sind in der folgenden Tabelle 8 miteinander verglichen. Aus ihr wird ersichtlich, daß sich im wesentlichen die Erwartungen erfüllt haben. Die Sch.W. und die Prozentzahlen der bunten Pflanzen liegen bei den Kreuzungen mit der weißen *blandina* fast ausnahmslos höher; *Hookeri* St., *blandina* St., *Lamarckiana* St. und *Bauri* haben sich weiter voneinander getrennt; die Reihenanordnung der Arten nach ihrer Stärke ist im großen und ganzen bestehen geblieben. Die aufgetretenen Vertauschungen haben stets nur benachbart stehende Arten betroffen. Bei *Lamarckiana* und *Bauri* war eine solche Umstellung sogar schon

Tabelle 8. *Vergleich der Ergebnisse, die mit der weißen klbl. Hookeri bi. und mit der weißen blandina erzielt wurden.*

Mutterpflanze	Vater	Zahl der Pflanzen	Bunte Pflanzen %	Sch.W.	Vater	Zahl der Pflanzen	Bunte Pflanzen %	Sch.W.
Hookeri St.	*Hookeri* klbl. bi. weiß	797	0,0	0,00	*blandina* weiß	445	14,7	0,25
blandina St.		752	0,0	0,00		230	21,8	0,56
Bauri		282	9,3	0,06		210	43,3	2,47
Lamarckiana St.		569	2,5	0,14		516	27,2	1,31
(laeta)		(116)	(0,6)	(0,04)		(284)	(31,3)	(1,40)
(velutina)		(453)	(3,2)	(0,20)		(232)	(27,7)	(1,36)
rubricaulis		339	24,8	0,69		146	38,4	3,39
(tincta)		(286)	(16,6)	(0,58)		(118)	(34,7)	(2,44)
(rubata)		(53)	(24,7)	(1,31)		(28)	(53,5)	(7,38)
suaveolens		335	21,1	1,34		222	52,6	7,23
(albata)		(275)	(28,8)	(1,10)		(42)	(32,0)	(7,03)
(flava)		(60)	(17,3)	(1,20)		(180)	(56,8)	(7,45)
biennis Mü.		186	36,4	2,85		141	45,4	4,53
(albata)		(128)	(41,9)	(2,72)		(94)	(45,8)	(3,31)
(rubata)		(58)	(31,7)	(2,84)		(47)	(55,8)	(5,63)
r-syrticola		277	38,9	4,22		206	65,0	9,83
parviflora		377	41,9	5,11		147	56,4	8,04
rubricuspis		291	37,1	7,26		84	67,8	14,46
ammophila		114	44,6	8,86		—	—	—
atrovirens		492	69,9	15,69		78	65,3	22,10
pictirubata		237	67,2	19,27		82	69,5	25,99

innerhalb der *Hookeri*-Kreuzungen während verschiedener Jahre eingetreten (Tabelle 4, S. 192); im Falle *syrticola-parviflora* ist der Zahlenunterschied nur sehr gering; am größten ist der Fehler noch bei *suaveolens* und *biennis* Mü., wo er aber darauf beruhen könnte, daß von der *biennis* nur die Kreuzungsergebnisse eines Jahres vorliegen und daß nach allen bisherigen Erfahrungen *suaveolens* und *biennis* in ihren Plastidenqualitäten sich so gleichen, daß zufallsbedingte Vertauschungen wohl möglich sind.

Zur Klärung der Frage, ob eine verschiedene Vermehrungsgeschwindigkeit der Plastiden oder die verschiedene Intrabilität der Eizellen die Ursache der gezeigten Phänomene ist, vermögen die Versuche mit der weißen *blandina* nichts beizutragen, da man zu den auf S. 203 aufgestellten Forderungen auch kommt, wenn man nur die verschiedene Intrabilität der Eizellen voraussetzt.

I. Scheckungswerte aus Kreuzungen mit Bastardscheckung.

Aus beiden Hyothesen ergeben sich aber nun weitere Folgerungen, die wieder experimentell prüfbar sind. Neben der Scheckung, die durch eine Mutation von Plastiden hervorgerufen wird und die durch Kreuzung der paralbomaculaten Pflanzen mit grünen weiter vererbt werden kann, gibt es bei den Oenotheren noch eine andere Form der Buntheit, von

der auch die Bastarde völlig grüner Arten betroffen werden können. Sie beruht darauf, daß die Plastiden entweder des Vaters oder der Mutter unter der Genkombination des Bastardkernes nicht mehr ergrünen können. Durch die Verschiedenheit der bei solchen Kreuzungen auftretenden Scheckungswerte muß es ebenfalls möglich sein, Schlüsse auf die etwa verschiedene Vermehrungsgeschwindigkeit der einzelnen Plastidensorten zu ziehen, ohne daß dazu der Umweg über weiße „Testplastiden" notwendig wäre. Schließlich kann durch solche Kreuzungen auch eine größere Zahl von Genkombinationen erzielt und dadurch der Einfluß der Gene auf die typische Vermehrungsgeschwindigkeit der Plastiden unter Umständen näher analysiert werden.

Da sich in den bisherigen Ergebnissen der Einfluß des Genoms auf die Stärke der Plastiden nicht als bestimmend, sondern mehr als modifizierend herausgestellt hatte (s. S. 193f.), waren wieder, im Hinblick auf die in den Tabellen 3 und 8 niedergelegten Stärkeverhältnisse zwischen den einzelnen Arten, an diese Gruppe von Kreuzungen bestimmte Erwartungen zu stellen. Je weiter zwei Arten in den Tabellen auseinanderstehen, um so größer müssen bei Bastardscheckung die auftretenden Scheckungswerte sein, wenn man die schwächere Art als Mutter und die stärkere als Vater verwendet, und die Plastiden des Vaters im Bastard nicht ergrünen können. Wie aus den Angaben auf S. 198 hervorgeht, wäre die klbl. *Hookeri* bi. in ihrer grünen Form mit einem Scheckungswert von 0,27 in der Tabelle 3 (S. 190) zwischen die *Lamarckiana* St. und die *rubricaulis* einzufügen. Alle Arten, die also zwischen der *rubricaulis* und der *pictirubata* stehen, müssen theoretisch bei Bastardscheckung geringere Scheckungswerte ergeben als bei der Kreuzung mit der weißen *Hookeri* bi., wenn die Kreuzung jeweils nach dem angegebenen Schema vorgenommen wird.

Die Ergebnisse:

1. *O. atrovirens* × *biennis* Mü. = *pictirubata*. Die *biennis*-Plastiden bleiben blaß. Erwarteter Sch.W. < 15,69; bestimmter Schw.W. 10,35.

2. *O. parviflora* × *rubricaulis* = *auctirubata*. Die Plastiden der *rubricaulis* bleiben blaß. Erwarteter Sch.W. < 5,11; bestimmter Sch.W. 4,10.

3. *O. Hookeri* St. × *Lamarckiana* St. = *hookerivelutina*. Die *hookerilaeta* scheidet für die Beurteilung aus, da nur in der *velutina* die *Lamarckiana*-Plastiden ausbleichen (vgl. S. 217f.). Erwarteter Sch.W. > 0,00; bestimmter Sch.W. 0,001.

4. *O. Hookeri* St. × *blandina* St. = *hookerilevata*. Die Plastiden der *blandina* bleichen aus. Erwarteter Sch.W. > 0,00; bestimmter Sch.W. 0,11.

Auch für die Kreuzungen, bei denen durch Bastardscheckung die Plastiden der Mutter farblos bleiben, liegen einige Beispiele vor. Maßgebend für die Einstufung der Arten ist die Tabelle 5 (S. 193). Da dort

von einer Reihe von Arten keine Scheckungswerte vorliegen, muß die Einstufung unter Berücksichtigung der Prozentzahlen der bunten Pflanzen vorgenommen werden. Die klbl. *Hookeri* bi. wäre mit 9,1% bunter Pflanzen und einem Sch.W. von 97,43 (in den Kreuzungen *Hookeri* bi. klbl. weiß × *Hookeri* bi. klbl. grün) in der Tabelle 5 zwischen *suaveolens* und *pictirubata* einzureihen.

Die Ergebnisse:

5. *O. suaveolens* × *r-syrticola* = *flavicurva*. Die Plastiden der *suaveolens* bleiben blaß. Erwarteter Sch.W. 100,00; bestimmte Sch.W. 100,00 und 99,18. *Albicurva* scheidet für die Beurteilung aus, da in ihr die *suaveolens*-Plastiden ergrünen.

6. *O. suaveolens* GRADO × *atrovirens* = *flaviflexa* [1]. Die Plastiden der *suaveolens* bleiben blaß. Erwarteter Sch.W. 100,00; bestimmter Sch.W. 100,00. In der *albiflexa* sind beide Plastidensorten grün.

7. *O. Hookeri* St. × *atrovirens* = *hookeriflexa*. Die *Hookeri*-Plastiden ergrünen nicht. Erwarteter Sch.W. 100,00; bestimmter Sch.W. 100,00.

Die Ergebnisse entsprechen also allen Erwartungen und bestätigen erneut die weitgehende Unabhängigkeit der Vorgänge der Plastidenvererbung vom Einfluß des Genoms.

K. Vergleich mit der bisherigen Literatur.

Es lag nun nahe, in der Literatur nach Angaben zu suchen, die einen Vergleich mit den eigenen Ergebnissen gestatteten. Scheckungswerte gibt es aber für *Oenothera* bisher überhaupt nicht. Auch Zahlen über das Auftreten bunter Pflanzen in bestimmten Kreuzungen sind nur ganz spärlich zu finden. Man hat sich meistens mit Mitteilungen wie „viele bunte Pflanzen, wenige bunte Sämlinge, die meisten blaß" und ähnlichen begnügt. Vereinzelte Zahlenwerte liegen aber doch vor und können zum Vergleich herangezogen werden.

Insgesamt habe ich in der Literatur seit 1913 88 Stellen gefunden, die brauchbare Angaben lieferten, und zwar bei BAERECKE (1944), HOEPPENER und RENNER (1929a und 1929b), RENNER (1917, 1924, 1925, 1936a, 1936b, 1938a, 1942/43a), RUDLOFF (1929), W. STUBBE (1952) und DE VRIES (1913). Die Mitteilungen bezogen sich auf Kreuzungen mit den Arten *ammophila*, *Bauri*, *biennis*, *blandina*, *cruciata* (= *atrovirens*), *germanica* (fast identisch mit *ammophila*), *Hookeri*, *Lamarckiana*, *muricata* (= *syrticola*), *parviflora*, *rubricaulis* und *suaveolens*. Auch eine Reihe von Bastarden, von denen sicher feststand, daß sie die Plastiden der einen Art besaßen, waren verwendet worden. Die aufgetretenen Scheckungserscheinungen waren zum großen Teil auf Bastardscheckung (s. S. 205), der Rest auf die Verwendung von Formen mit nach weiß mutierten Plastiden zurückzuführen.

Es hat sich gezeigt, daß man auf Grund aller dieser Angaben zu der gleichen Gruppierung der Arten nach der Durchsetzungsfähigkeit ihrer Plastiden gelangt, wie ich sie in den Tabellen 3 und 8 (S. 190 und 205)

[1] Die Samen wurden von Herrn W. STUBBE zur Verfügung gestellt.

gegeben habe. Das ist um so bemerkenswerter, als sich die angeführten Versuche immerhin über einen Zeitraum von 30 Jahren erstrecken und fast alle mit völlig anderer Zielsetzung durchgeführt worden sind, als sie meiner Arbeit zugrunde lag. Eine Unstimmigkeit hat sich nur bezüglich der Einreihung der *ammophila* ergeben. Für diese liegt bei mir jedoch nur ein einziges Versuchsergebnis mit der weißen klbl. *Hookeri* bi. vor, ohne eine Kontrolle durch Kreuzung mit der weißen *blandina*. Sie soll daher nochmals überprüft werden. Trotzdem darf aber die weitgehende Übereinstimmung der alten und neuen Befunde als ein weiterer Beweis für die Sicherheit der gegebenen Gruppierung gewertet werden, noch dazu, wo infolge der Verschiedenheit der verwendeten Formen die Übereinstimmung auch bei einem relativ großen Unterschied der Genbestände noch gegeben ist. Das zeigt auch wieder, daß die Gene auf diese Verhältnisse höchstens einen modifikatorischen Einfluß haben können.

L. Modifizierung der Scheckungswerte durch verschiedene Genome.

Die gleichsinnige Veränderung der Scheckungswerte und der Prozentzahlen der bunten Pflanzen bei den Kreuzungen mit der weißen klbl. *Hookeri* bi. und bei denen mit der weißen *blandina*, sowie die sich dem Schema zwanglos einfügenden Ergebnisse, die bei den Kreuzungen mit Bastardscheckung erhalten wurden, und endlich die Tatsache, daß Arten, die im Pollen einen anderen Genbestand übertragen als in den Eizellen, in beiden Fällen entweder stark oder schwach sind, setzen, wie schon des öfteren erwähnt (S. 193f.), eine weitgehende Unabhängigkeit der Plastidenübertragung und -vermehrung vom Genom voraus. Einer völligen Unabhängigkeit widersprechen aber doch einige Versuche.

Vergleicht man miteinander die Kreuzungen der *Hookeri* St., der *Hookeri* bi. und der *biennis* Mü. jeweils mit der weißen klbl. *Hookeri* bi. als Vater, so ergeben sich folgende Werte:

Hookeri St.: Bunte Pflanzen 0,0%; Sch.W. 0,00.
Hookeri bi.[1]: Bunt 8,1% und 9,4%; Sch.W. 0,22 und 0,23[2].
biennis Mü.: Bunt 26,0% und 56,4%; Sch.W. 2,61 und 3,09.

In gleicher Weise ergibt sich für die Kreuzungen mit der weißen *blandina* als Vater:

Hookeri St.: Bunt 15,8%, 14,2%, 14,0%; Sch.W. 0,25, 0,25, 0,24.
Hookeri bi.: Bunt 35,7%, 32,5%, 17,0%; Sch.W. 2,52, 3,27, 1,37.
biennis Mü.: Bunt 53,2%, 43,0%, 40,0%; Sch.W. 4,71, 3,98, 4,90.

Der Vergleich der Kreuzungen der *Lamarckiana*, der *pictirubata* Lam. und der normalen *pictirubata* mit der weißen klbl. *Hookeri* bi. als Vater liefert schließlich noch folgenden Beitrag:

[1] *Hookeri* bi. ist sonst von der normalen *Hookeri* nicht zu unterscheiden (RENNER 1929, S. 31).

[2] Auf Grund ihrer Scheckungswerte wäre *Hookeri* bi. (und auch *Hookeri* klbl. bi.) in der Tabelle 3 (S. 190) zwischen *Lamarckiana* St. und *rubricaulis* einzufügen.

Lamarckiana St.: Bunt 3,0%, 0,0%, 3,5%; Sch.W. 0,13, 0,00, 0,23.
pictirubata Lam.: Bunt 18,2%, 28,5%; Sch.W. 1,57.
pictirubata: Bunt 71,5%, 56,8%, 81,6%; Sch.W. 18,36, 17,89, 21,27.

Die Ergebnisse zeigen, daß das Genom sehr wohl einen Einfluß auf die Vererbung der Plastiden nehmen kann; denn der Sch.W. der Form mit dem Genom der einen und den Plastiden der anderen Art liegt jeweils zwischen den Werten, die die beiden Arten für ihr Genom und ihre Plastiden erhalten haben. Bei Zurückführung des Vorganges auf die verschiedene Vermehrungsgeschwindigkeit der Plastiden hieße das, daß diese Vermehrungsgeschwindigkeit auf zwei verschiedenen Komponenten beruhen muß, deren eine in den Plastiden selbst lokalisiert ist, und deren zweite im Genom begründet liegt. Gene und Plastiden wären aber dann wechselseitig aneinander angepaßt insofern, als Formen mit einer hohen plastideneigenen Vermehrungsgeschwindigkeit zugleich auch vom Kern her in Richtung dieser hohen Geschwindigkeit beeinflußt werden *(Hookeri, Lamarckiana)* und umgekehrt *(atrovirens)*. Eine Kombination der Plastiden der einen mit dem Genom der anderen Art muß dann eine mittlere Teilungsfrequenz der Plastiden zur Folge haben, wie sie aus dem gegenseitigen Stärkeverhältnis der beiden Faktoren sich ergibt.

Bei einer Zurückführung des Problems auf die auf S. 197 dargelegte verschiedene Eintrittsfähigkeit der Pollenplastiden in die Eizellen müßten Gene und Plasma (s. S. 199) so zusammenwirken, daß die Plasmaviscosität und allenfalls die Ausbildung der Wand der Eizellen und der Spermazellen das Ergebnis der Funktion beider wäre. Dabei wäre wieder eine gegenseitige Adaptation der zusammengehörigen Plasmen und Kerne erforderlich.

Diese zweite Möglichkeit der Deutung wird hier wahrscheinlich gemacht durch die Tatsache, daß *Hookeri* bi. und *biennis* Mü., sowie die als Vater verwendete weiße klbl. *Hookeri* bi. dieselbe Plastidenart enthalten. Eine Einwirkung der verschiedenen Genome auf die Vermehrungsgeschwindigkeit der Plastiden würde also die vom Vater und die von der Mutter stammenden Plastiden in gleicher Weise treffen müssen, so daß das Verhältnis der Geschwindigkeiten zueinander das nämliche bleiben sollte. Wenn also die nach weiß mutierten *biennis*-Plastiden nicht so verändert sind, daß sie auf dasselbe Genom anders ansprechen als die normalen *biennis*-Plastiden, dann muß hier wohl ein Unterschied in der Intrabilität der *Hookeri*-Eizellen mit *biennis*-Plasma und der *rubens*- und *albicans*-Eizellen mit dem gleichen Plasma zugrunde gelegt werden (s. aber auch S. 232, Anm. 2).

Die Feststellung eines Einflusses der Gene mahnt zur Vorsicht, wenn man die Reihenfolge der Arten nach ihrer Stärke in der Vererbung der Plastiden verallgemeinern will. Solange nur die Kreuzungen mit der weißen klbl. *Hookeri* vorlagen, erschien es z. B. unmöglich, in absolutem Sinn von starken oder schwachen Plastidensorten zu sprechen. Es mußten stets die jeweiligen Genomverhältnisse angegeben werden und eine Extrapolation auf die Verhaltensweise derselben beiden Plastidensorten unter anderen Kernverhältnissen schien nicht möglich zu sein. Hier bedeuten die Ergebnisse der Kreuzungen mit der weißen *blandina*, die

Versuche mit Bastardschecken und die aus der bisherigen Literatur entnommenen Ergebnisse einen wesentlichen Fortschritt; denn sie haben gezeigt, daß auch unter verschiedenen Kernverhältnissen die Durchsetzungsfähigkeit der artspezifischen Plastidensorten eine verhältnismäßig große Stabilität bewahrt. Man darf also sicher von starken, mittelstarken und schwachen Plastidensorten sprechen und an ihr Vorhandensein bestimmte Erwartungen bezüglich ihres Erbverhaltens knüpfen, ohne daß man befürchten muß, daß durch verschiedenartige Genkombinationen die Verhältnisse wesentlich verändert würden.

Dennoch scheint es in dieser Hinsicht auch Ausnahmen zu geben. *Pictirubata* Lam. reagiert gegenüber der weißen klbl. *Hookeri* hi. wie eine starke Art (s. S. 209), im Gegensatz zu der normalen *pictirubata* mit den Plastiden der *atrovirens*. Von den *atrovirens*-Plastiden konnte aber festgestellt werden, daß sie sich, wenn *atrovirens* als Vater verwendet wird, gegenüber der *Lamarckiana* überhaupt nicht durchzusetzen vermögen (RENNER 1938a, S. 111; 1942/43a, S. 210). Dies bestätigt auch die Kreuzung einer mit *Lamarckiana*-Plastiden ausgestatteten *pictivelutina* mit *atrovirens*; die entstehenden *velutiflexae* sind alle gelbgrün, d. h. sie besitzen nur *Lamarckiana*-Plastiden; Buntheit ist nirgends beobachtet (RENNER 1937, S. 649f.). Nun liefert aber dieselbe Kreuzung neben der *velutiflexa* noch *pictiflexa*, d. h. wieder *atrovirens*, und hier sind plötzlich 32,3% der Individuen von *atrovirens*-Plastiden grünscheckig (RENNER 1937, S. 650). Dasselbe ist der Fall bei der Kreuzung *pictilaeta* mit *Lamarckiana*-Plastiden × *atrovirens*, bei der RENNER (1936a. S. 275) 3 grüne, 36 weiße und 15 bunte Sämlinge, teils *laetiflexa*, teils *atrovirens*, erhielt, von denen die grünen und bunten wohl zur Hauptsache auf die *atrovirens*-Formen entfallen. RENNER deutet diese Ergebnisse dahingehend, daß „die durch den Pollen eingeführten *cruciata*-Plastiden sich in Anwesenheit des *velans*-Komplexes (bei der *velutiflexa*) und der *Lamarckiana*-Plastiden schlechter vermehren als diese. Diesen Vorteil haben die Plastiden der *Lamarckiana* vor denen der *cruciata* in der *velutiflexa* selbst dann, wenn das Cytoplasma von *cruciata* stammt“[1]. In den Fällen aber, in denen die *atrovirens*-Plastiden mit allen zugehörigen idiotypischen Elementen zusammenkommen, eben mit den angestammten Genomen *pingens* und *flectens*, vermögen sie sich plötzlich weit besser zu vermehren.

Diese Ergebnisse wären aber immerhin, nach der Darstellung auf S. 209, vielleicht auch durch eine verschiedene Intrabilität der jeweils in ihren Genomen verschiedenen Eizellentypen zu erklären[2].

Einen ganz analogen Vorgang schildert RENNER 1937 (S. 651). Weiße Zweige von M-*pictiflava* (mit nach weiß mutierten Plastiden) liefern mit

[1] RENNER schließt aus der Entstehung der *velutiflexa*, daß sie ihre *Lamarckiana*-Plastiden im *atrovirens*-Plasma eingebettet haben müßte. Vgl. dazu aber S. 199.

[2] Vgl. aber S. 211.

atrovirens-Pollen *flaviflexa* und wieder *pictiflexa* = *atrovirens*. Zur Blütezeit waren von den *flaviflexae* nicht einmal 10% grün und der Rest bunt, von den *atrovirens*-Individuen waren fast 50% grün und die übrigen bunt. Die reinen *atrovirens*-Pflanzen scheinen also auch hier durch Plastiden des Vaters stärker gescheckt zu sein als die *flaviflexae*.

Renner erhielt aber auch aus der Kreuzung *pictirubata* Lam. × *atrovirens* einmal 24 weiße und bunte und 17 grüne Sämlinge und ein anderes Mal 12 weiße, 3 bunte und 5 grüne Keimpflanzen (1937, S. 650). Ich selbst habe ganz ähnliche Ergebnisse erhalten. *Pictirubata* Lam. × *atrovirens* ergab 6,2% grüne, 56,3% bunte und 37,5% weiße Pflanzen und einen ungewöhnlich niedrigen Sch.W. von 44,92. Von allen meinen Versuchen ist dies der einzige, bei dem Pflanzen auftreten, die gleich von Anfang an nur die Plastiden des Vaters besitzen. In allen anderen Fällen entstehen solche Formen erst sekundär dadurch, daß der Vegetationspunkt zufällig in dem Teil des Mosaiks liegt, der von den väterlichen Plastiden besetzt ist (vgl. Schötz 1952, S. 186).

Diese letzten Ergebnisse sprechen offenbar gegen den Versuch, die verschieden starke Scheckung der einzelnen Kreuzungsserien auf eine verschiedene Eintrittsmöglichkeit der Plastidensorten in die verschiedenartigen Eizellen zurückzuführen, und deuten auf verschiedene Vermehrungsgeschwindigkeiten bei gleicher durch den Pollen eingebrachter Zahl hin. Wenn nämlich *atrovirens*, die viel schwächer ist als alle anderen Arten (also auch schwächer als *Hookeri* klbl. bi. weiß), sich gegenüber der *pictirubata* Lam. bedeutend stärker durchzusetzen vermag als diese, so kann das, da die (absolute) Intrabilität der Eizellen nicht vom verwendeten Vater abhängen kann, nur auf Grund einer Auseinandersetzung der beiden verschiedenen Plastidensorten im Verlauf der Embryoentwicklung infolge ihrer verschiedenen Vermehrungsgeschwindigkeit, die durch das Genom verändert ist, gedeutet werden. Dies läßt den Schluß zu, daß auch die Ergebnisse auf S. 210 auf durch das Genom verursachten Änderungen der Vermehrungsgeschwindigkeiten der *Lamarckiana*- und der *atrovirens*-Plastiden beruhen, und nicht auf Verschiedenheiten der Eintrittsmöglichkeit für die väterlichen Plastiden in *pingens*- oder *velans*-Eizellen derselben Mutterpflanze.

Die Änderung der Vermehrungsgeschwindigkeit muß aber keineswegs, wie bei der abgeleiteten *atrovirens*, stets so verlaufen, daß die unter dem fremden Genom befindliche Plastidensorte gehemmt wird (vgl. Renner 1952, S. 371), sondern es kann das fremde Genom die Plastiden der anderen Art auch fördern, wie das auf S. 208 für *Hookeri* bi. gezeigt wurde. Die *Lamarckiana*-Plastiden scheinen an sich unter fremden Genomen leicht zu Teilungshemmungen zu neigen, und über einen dieser Fälle ist auf S. 217 berichtet. In dieser Sicht wäre dann ihre Schwäche

in der abgeleiteten *atrovirens* nichts Außerordentliches, sondern nur ein besonders extremer Fall einer öfter auftretenden Erscheinung.

Nachdem nun im Gegensatz zu den früheren Ergebnissen doch ein Einfluß des Genoms auf die Konkurrenz zwischen zwei Plastidomen festgestellt ist, sind im folgenden noch kurz die Fälle zusammengestellt, bei denen durch das Auftreten von verschiedenen Eizellen grundsätzlich die Möglichkeit gegeben ist, daß verschiedene Gruppen von Nachkommen mit völlig verschiedenen Scheckungswerten und Prozentzahlen bunter Pflanzen entstehen:

1. *Lamarckiana* St.[1]: Die Bastarde mit *Hookeri* bi. klbl. weiß (S. 205) lassen die *laeta*-Formen im allgemeinen stärker erscheinen als die *velutinae*. Stören kann dabei allerdings, daß die *laetae* in viel geringerer Zahl aufgetreten sind. Die Bastarde mit der weißen *blandina*, unter denen *laetae* in größerer Zahl auftraten (S. 205), haben eine Gleichwertigkeit von *laeta* und *velutina* ergeben (s. auch S. 224).

2. *Suaveolens*[1]: Ein Unterschied zwischen den *albicans*- und den *flavens*-Verbindungen war nirgends feststellbar.

3. *Biennis* Mü.[1]: Mit Ausnahme einer größeren Abweichung, die den Durchschnitt der Prozentwerte zugunsten der *albata* verschiebt, hat die *rubata* stets den höheren Scheckungswert und auch den größeren Anteil an bunten Pflanzen (S. 205).

4. *Rubricaulis*[1]*: Rubens* hat in allen Fällen bedeutend höhere Schekkungswerte als *tingens*, und auch der Anteil der bunten Pflanzen ist (mit einer Abweichung) bei den *rubatae* deutlich höher als bei den *tinctae* (S. 205).

Da unter 3. und 4. die Plastiden des Vaters und der Mutter (bei den Kreuzungen mit der *Hookeri* klbl. weiß) gleich oder mindestens sehr ähnlich sind (s. S. 231), so spricht die Verschiedenheit der jeweils entstehenden Zwillingsbastarde, gemäß den Ausführungen auf S. 209, wieder mehr für eine Veränderung der Intrabilität der Eizellen durch das Genom als für eine Beeinflussung der Vermehrungsgeschwindigkeit der Plastiden[2].

M. Veränderungen in der Stärke der Buntheit während der gesamten Entwicklungszeit der Pflanzen.

Wenn die Stärke der Scheckung auf einer Konkurrenz zweier verschiedener Plastidensorten mit einer verschiedenen Vermehrungsgeschwindigkeit beruht, dann kann diese Konkurrenz nur so lange stattfinden, als sich die beiden Plastidensorten noch in den gleichen Zellen befinden. Sobald die Trennung in rein grüne und rein weiße Zellen am

[1] Einzelergebnisse in der Dissertation.
Siehe aber auch S. 232, Anm. 2.

Vegetationspunkt erfolgt ist, wird sie verhindert, und alle Zellen erhalten im Verlauf ihrer Entwicklung die ihnen zustehende Plastidenzahl, nur mit dem Unterschied, daß diese bei den einen etwas früher, bei den anderen etwas später erreicht wird. Dies braucht aber nicht, wie Correns meint (1922, S. 478; 1928, S. 140 und 1937, S. 16), in den Zellen zu einer Verarmung an Plastiden zu führen, die die Formen mit der geringeren Teilungsfrequenz enthalten; denn die Zellteilungen müssen keineswegs stets gerade dann erfolgen, wenn die Zellen nach Teilung und Wachstum eben ihre normale Plastidenzahl wieder erreicht haben. Es könnte auch zwischen dem Erreichen der normalen Plastidenzahl und der folgenden Zellteilung ein Spielraum verbleiben, während dessen auch die Zellen mit den sich langsamer teilenden Plastiden diese Normalzahl erreichen. Die Zellteilungsrate wird dann eben korrelativ von den Zellen gesteuert, die am spätesten teilungsbereit sind, und die Relation zwischen Zellwachstum und Plastidenvermehrung (vgl. Heitz 1922, Budde 1923, Schratz 1927) verhindert, daß in den Zellen mit den teilungsschnelleren Plastiden deren Zahl auf ein ungewöhnliches Maß steigt. Dadurch wird trotz aller Verschiedenheiten ein gleichartiger Aufbau und eine symmetrische Form der Pflanzen erzielt.

Schwierigkeiten ergeben sich nur dann, wenn die Unterschiede in den Vermehrungsgeschwindigkeiten gar zu groß werden. Dann kann in jenen Sektoren einer Pflanze, die Plastiden mit geringerer Teilungsfrequenz besitzen, eine Verarmung der Zellen an Plastiden eintreten, weil unter Umständen die korrelativen Beziehungen nicht mehr ausreichen, um die Unterschiede auszugleichen. Es kann aber in diesen Sektoren auch eine niedrigere Zellteilungsrate auftreten. Die Folge ist eine stark unsymmetrische Ausbildung von sektorialchimärisch gebauten Organen und weiterhin eine Verdrängung der Zellen mit den schwächeren Plastiden vom Vegetationspunkt. Beides habe ich an bunten Formen, die durch *Mutation* farblose Plastiden besaßen, nicht beobachten können. Auch Correns (1937, S. 15) hat solche Fälle nicht gefunden. Es zeigen sich aber solche Erscheinungen bei bunten *hookerivelutina*- und *hookerilevata*-Pflanzen. Die *Lamarckiana*-Plastiden sind hier nicht nur bezüglich ihrer Färbung geschädigt, sondern auch in ihrer Teilungsfähigkeit weitgehend gehemmt, was in den Sektoren, die mit ihnen ausgestattet sind, zu einer starken Verarmung der Zellen an Plastiden führt. Bei diesen Pflanzen sind die halb grünen, halb weißen Blätter stets stark unsymmetrisch mit Bevorzugung der grünen Teile. Darüber ist auf S. 219f. noch Näheres ausgeführt.

Eine stetige Entwicklung zugunsten der Areale mit den vermehrungsschnelleren Plastiden gibt es also nach dem Gesagten nur so lange, als am Vegetationspunkt noch gemischte Zellen vorhanden sind. Da ich gemischte Zellen (s. S. 201) mitunter gerade noch im 3. und 4. Laubblatt

junger Pflanzen gefunden habe, dürfte um diese Zeit der Prozeß der Auseinandersortierung der Plastiden bei den Oenotheren ungefähr beendet sein. Die bis dahin erreichte Buntheit der Pflanzen ist dann der Endzustand für alle jene Vorgänge, die infolge der Konkurrenz der Plastiden ablaufen, und nachher muß die Scheckung jeder Pflanze konstant bleiben.

Ich habe nun im Jahre 1951 bei 662 bunten Pflanzen während der ganzen Wachstumsperiode die Veränderung des Scheckungsgrades beobachtet. Es wurde wieder (s. S. 185) mit Hilfe einer in 10 Teile geteilten Kreisscheibe festgestellt, welche Anteile des Sproßumfanges jeder Pflanze jeweils grün, albotunicat, albonucleat oder weiß waren. Zur Berechnung des augenblicklichen Anteils des grünen und weißen Gewebes am Gesamtgewebe der Blätter dieser Altersstufe wurden rein grüne Sektoren, wie schon bei der Festlegung des Scheckungswertes, mit 0 bewertet, rein weiße mit 1; albotunicate und albonucleate Sektoren wurden nur mit der Hälfte ihres Anteils am Stengelumfang in Rechnung gesetzt, da angenommen wurde, daß das Verhältnis der weißen und grünen Gewebe in ihren Blättern etwa 1:1 sei. Hatte z. B. eine Pflanze am 6. 7. 51 dicht unter dem Sproßgipfel die Gewebeverteilung grün : periklinal : weiß = 5:3:2, so ergab sich für die Berechnung des weißen Gewebeanteils folgendes Schema:

$$\begin{aligned} 0{,}50 \times 0 &= 0{,}00 \\ 0{,}30 \times {}^1/_2 &= 0{,}15 \\ 0{,}20 \times 1 &= 0{,}20 \\ \text{Sa.} \quad & 0{,}35 \end{aligned}$$

d. h. aber, daß innerhalb eines Cyclus der Grundspirale der Anteil des weißen Gewebes 0,35 des Gesamtblattgewebes ausmacht.

Nachdem nun auf diese Weise für sämtliche Pflanzen der Anteil des weißen Gewebes berechnet war, wurden diese nach den Klassen aufgegliedert, denen sie als Keimpflanzen zugeordnet waren. Es kamen dafür nur die Klassen 2—7 in Betracht, denn die Pflanzen höherer Klassen waren infolge ihrer starken Panaschierung alle so schwach, daß sie nicht ins Freiland hatten gepflanzt werden können, oder sie waren bereits eingegangen. Für die Gesamtheit der Pflanzen jeder Klasse wurde sodann der mittlere Anteil des weißen Gewebes berechnet. Unter der Voraussetzung, daß die Stärke der Scheckung sich im Durchschnitt nicht verändert hatte, wie das oben gefordert wurde, mußte nun dieser für jede Klasse errechnete Mittelwert ungefähr übereinstimmen mit dem früher (S. 189) für die betreffende Klasse aufgestellten Klassenfaktor; dieser war ja ebenfalls nichts anderes als der Mittelwert für den Anteil des weißen Gewebes an den Blättern der Jungpflanzen innerhalb eines bestimmten Bereiches.

Das Ergebnis dieser Beobachtung stellt sich folgendermaßen dar:

Klasse 2.	108	Pflanzen,	0,039	(= 3,9%)	des	Gewebes	weiß.	Faktor 0,002
Klasse 3.	132	„	0,103	(= 10,3%)	„	„	„	„ 0,014
Klasse 4.	251	„	0,169	(= 16,9%)	„	„	„	„ 0,075
Klasse 5.	121	„	0,305	(= 30,5%)	„	„	„	„ 0,205
Klasse 6.	46	„	0,345	(= 34,5%)	„	„	„	„ 0,393
Klasse 7.	14	„	0,594	(= 59,4%)	„	„	„	„ 0,607

Die Abweichung von der gemachten Voraussetzung, nämlich der Konstanz des Scheckungsgrades, ist also sehr groß. Für die Klasse 2 ist der neue Mittelwert 20mal so hoch wie der alte und für die Klasse 3 beträgt er etwa das 7fache. Je höher man aber in den Klassenzahlen kommt, desto mehr nähern sich die neuen Werte den ursprünglich abgeleiteten, und in den Klassen 6 und 7 entsprechen sich die alten und die neuen Werte hinreichend genau.

Bevor diese Abweichung erklärt wird, sei noch eine weitere Beobachtung dargelegt, die mit dieser Frage zusammenhängt. Von den ursprünglich in die Klassen 2—7 eingestuften Pflanzen entwickelte sich nämlich jeweils eine bestimmte Anzahl so, daß sie am Stichtag rein grün geworden waren und keine weißen Areale mehr zeigten. Die Verhältnisse lagen hier folgendermaßen:

Klasse 2.	108	Pflanzen;	grün	geworden	71 = 65,8%
Klasse 3.	132	„	„	„	59 = 44,7%
Klasse 4.	251	„	„	„	67 = 26,7%
Klasse 5.	121	„	„	„	24 = 19,9%
Klasse 6.	46	„	„	„	1 = 2,2%
Klasse 7.	14	„	„	„	0 = 0,0%

Die Erklärung für beide Vorgänge, für die starke Abweichung der Mittelwerte in den unteren Klassen wie für die Entwicklung einer verschieden großen Zahl von Pflanzen nach grün, liegt in folgender Überlegung:

Für eine Konstanz des Scheckungswertes ist außer der erfolgten Auseinandersortierung der Plastiden eine weitere Voraussetzung, daß der Vegetationspunkt strukturell stets gleich bleibt und es an ihm zu keinen Änderungen in der Zellverteilung kommt. Dem ist aber nicht so, was schon durch die immer wieder erfolgenden Übergänge vom sektorialchimärischen in den periklinalchimärischen Zustand bewiesen wird, die Verschiebungen von Initialzellen zu erkennen geben.

Diese Vorgänge können für die einzelne Pflanze im Laufe einer Vegetationsperiode weitgehende Veränderungen des Scheckungswertes zur Folge haben. Da sie aber rein zufällig nach der einen oder der anderen Richtung verlaufen, so müßten sie sich bei der Betrachtung einer größeren Zahl von Pflanzen gegenseitig aufheben, und die Schekkungsmittelwerte (= Klassenfaktoren) sollten doch etwa gleich bleiben. Allerdings gibt es hier einige Einschränkungen. Bei Pflanzen, die in die

Klasse 2 eingereiht wurden, die also in der Gesamtmasse des Gewebes der Keimblätter und der Primärblätter nur einen winzigen Fleck weißer Zellen besaßen, ist von vornherein klar, daß dieser Fleck nicht durch eine rein weiße Initialzelle am Vegetationspunkt hat entstehen können. Aus einer solchen hätte ein viel größerer weißer Sektor hervorgehen müssen. Vermutlich war hier eine gemischte Initiale mit ziemlich wenigen farblosen Plastiden im Spiel. Die Wahrscheinlichkeit, daß aus einer solchen gemischten Initiale die farblosen Plastiden völlig eliminiert werden und am Vegetationspunkt nur noch eine rein „grüne" Zelle zurückbleibt, ist nun ziemlich groß, da bei diesem Typ das Vermehrungsverhältnis meist zugunsten der grünen Plastiden verschoben ist. Es ist also von vornherein zu erwarten, daß sich von den Individuen der Klasse 2 ein großer Prozentsatz zu rein grünen Pflanzen entwickeln wird, wie das auch geschehen ist. Die Entwicklung so vieler Pflanzen nach grün müßte aber eine Abnahme des weißen Gewebeanteils in dieser Klasse zur Folge haben, und dies widerspricht den oben dargestellten Ergebnissen. Aber auch dieser Widerspruch läßt sich klären. Für alle Pflanzen nämlich, bei denen der Zufall nicht zu einer Eliminierung der weißen Plastiden aus dem Vegetationspunkt, sondern zur Bildung einer „weißen" Initiale geführt hat, bleibt bei der Wachstumsweise des Scheitels der Angiospermen, wie RENNER schon 1936 (S. 218) angibt, nichts anderes übrig, als daß die weißen Areale der Pflanze größer werden, als sie im Stadium der Primärblätter und der gemischten Initiale waren. Alle diese Pflanzen werden also ihren Sch.W. stark erhöhen, so stark, daß dadurch der Ausfall der grün gewordenen Pflanzen sogar weit überwogen wird.

Die hier angeführten Erwägungen gelten natürlich für gemischte Zellen am Vegetationspunkt der Pflanzen aller Klassen. Je mehr aber eine Pflanze sich in ihrem Scheckungsgrad den Klassen 6 und 7 nähert, um so mehr ist der Vegetationspunkt schon in den jungen Pflanzen in rein „grüne" und rein „weiße" Zellen aufgeteilt, und um so weniger fallen bei der schon erreichten Größe des weißen Anteils kleine Änderungen in den Bereich des Erfaßbaren. Sicher spielt dabei, daß diese Formen ihren Sch.W. so konstant erhalten, auch eine Rolle, daß bei ihnen am Vegetationspunkt mehr als eine gemischte Initiale vorhanden sein dürften, die sich nach verschiedenen Richtungen entwickeln und dadurch einen Ausgleich herbeiführen können.

Die dargelegten Ergebnisse lassen sich also ziemlich zwanglos und ohne Widerspruch deuten und stimmen mit der aufgestellten Forderung, daß die Konkurrenz zwischen zwei Plastidomen dann zu Ende sein muß, wenn die beiden Plastidensorten in verschiedene Zellen auseinandersortiert sind, völlig überein.

N. Die Scheckung der hookerivelutina und der hookerilevata.

Die Kreuzungen der *Lamarckiana* mit der *Hookeri* sind oft beschrieben worden (DE VRIES, Gruppenw. Artbildung, S. 131; RENNER 1922, S. 235; 1924, S. 309; KRUMBHOLZ 1925, S. 230; SCHWEMMLE und Mitarbeiter 1938, S. 700). Von den beiden Bastarden, der *hookerivelutina* und der *hookerilaeta*, die aus jeder der beiden reziproken Kreuzungen hervorgehen, interessiert hier jeweils nur die *velutina*. Sie hat, wenn sie mit *Lamarckiana*-Plastiden ausgestattet ist, bei der Keimung schön grüne Kotyledonen, aber wenn diese heranwachsen, werden sie in den an ihrer Basis neu zuwachsenden Teilen weiß. Ausgewachsene Keimblätter sind daher in ihrer apikalen Hälfte grün, in ihrer basalen weiß. Die Primärblätter und die folgenden Laubblätter sind von Anfang an blaß, mit einer feinen Grünfärbung entlang den Nerven und einem schmalen, grünen Saum am Blattrand. Diese Pflanzen sterben zum größten Teil, wenn sie ein paar Blätter von einigen Zentimetern Länge entwickelt haben; bei Kultur im Schatten gelingt es aber fast immer, einige von ihnen am Leben zu erhalten. Wenn sie nämlich ein bestimmtes kritisches Stadium überwunden haben, setzt ein Erholungsvorgang ein; die neu zuwachsenden Blätter werden grünlichweiß und dann hellgrün mit zunächst noch deutlich dunklerer Färbung der Nerven und des Blattrandes; schließlich bilden die Pflanzen gleichmäßig grüne Blätter, die nur bei starker Besonnung gelbfleckig werden. In Ausnahmefällen konnten solche Pflanzen, die auch weiterhin schwächlich bleiben, bereits im Herbst des ersten Jahres zum Blühen gebracht werden.

Die mikroskopische Untersuchung der Keimblätter zeigt, daß die Plastiden in einer deutlichen Übergangszone zwischen dem grünen und dem weißen Gewebe mehr und mehr an Farbgehalt verlieren und dabei in zunehmendem Maße vacuolisiert werden. Zugleich nimmt aber auch ihre Zahl je Zelle mehr und mehr ab (s. auch KRUMBHOLZ, S. 231), so daß im Endstadium, wie es an der Basis der Keimblätter und in den ersten Laubblättern vorliegt, jede Zelle nur mehr 1—3 völlig blasse und stark vacuolisierte Plastiden enthält (s. auch STURM, zit. bei SCHWEMMLE und Mitarbeiter 1938, S. 700][1]. Betrachtet man den zeitlichen Ablauf der Vorgänge, so zeigt sich, daß bei der Ausbleichung an der Basis der Keimblätter zunächst die Plastidenzahl je Zelle abnimmt, wobei die Plastiden noch normal grün sind, und daß die Abnahme der Färbung der Plastiden erst mit einem kleinen Abstand nachfolgt. In genau gleicher Weise findet man bei der Wiedererholung zunächst Zellen mit wenigen, aber

[1] Die Verhältnisse entsprechen ziemlich genau denen, die von STURM (SCHWEMMLE und Mitarbeiter 1938, S. 692 und 697) für die Ausbleichung der *l.*v- und B. I-Individuen der Kreuzungen *O. Berteriana* mit *O. odorata* angegeben werden. Auch dort finden sich in den hell gefärbten Bezirken in jeder Zelle nur noch 1—3 farblose oder schwach grünliche Plastiden.

grünen Plastiden, und erst in später gebildeten Zellen wird auch die Plastidenzahl vermehrt. Die von der Störung am stärksten betroffenen ersten Laubblätter sind keineswegs einheitlich aufgebaut, sondern es finden sich vor allem an der Blattunterseite immer wieder einzelne Zellen oder kleine Zellkomplexe mit Plastiden, die in wechselndem Maße Chlorophyll enthalten. Der grüne Blattrand und die Leitbündelscheiden enthalten meist sogar völlig normale grüne Plastiden. In beiden Zonen beträgt die Plastidenzahl je Zelle etwa 30. Der Übergang zu den weißen Zellen des übrigen Blattgewebes mit ihren 1—3 Plastiden vollzieht sich ziemlich schroff innerhalb weniger Zellreihen.

Ähnlich wie bei der *hookerivelutina* liegen die Dinge auch bei der *hookerilevata* (aus *O. Hookeri* × *O. Lamarckiana* mut. *blandina*). Die Ausbleichung der Keimblätter erfolgt, wenn die Pflanzen Plastiden der *blandina* besitzen, genau wie bei der *hookerivelutina*, so daß in diesem Stadium die beiden Formen nicht zu unterscheiden sind. In den folgenden Blättern sind jedoch bei der *hookerilevata* die Streifen entlang den Nerven deutlicher grün und der grüne Saum am Blattrand ist breiter als bei der *hookerivelutina*. Die Pflanzen sind kräftiger und wachsen bedeutend schneller, und obwohl sie im übrigen fast weiß erscheinen, geht nur selten eine Pflanze ein. Etwa vom 10. oder 12. Blatt an setzt dann auch hier eine deutlich sichtbare Erholung ein, und nach einiger Zeit werden gleichmäßig grüne Blätter gebildet, die allerdings durch viel Sonne leicht geschädigt, d. h. gelbfleckig werden können. Bei Pflanzen, die 1951 als Rosetten überwintert wurden, zeigte sich diese Gelbfleckung im Frühjahr und Frühsommer des zweiten Jahres an den Blättern der sonst sehr kräftigen Individuen deutlich. Zur Blütezeit, Ende Juli, war trotz einer vorausgegangenen wochenlangen Schönwetterperiode von ihr nichts mehr zu bemerken, und die Pflanzen waren normal grün. Die Wiedererholung scheint hier also vollkommen zu sein.

Die Schädigung der *hookerilevata* erreicht also nicht das Ausmaß jener der *hookerivelutina*. Dies zeigen auch die morphologischen Verhältnisse der Plastiden; Chlorophyllverlust und Vacuolisation sind stets geringer, und Zellkomplexe mit noch unversehrten Plastiden kommen häufiger vor und bestehen aus mehr Zellen als bei der *velans*-Verbindung. Schließlich ist auch die Plastidenzahl je Zelle lange nicht so stark reduziert und es bleiben in jeder Zelle stets noch etwa 8 Plastiden übrig. RENNER (1944, S. 70) führt die Unterschiede auf Verschiedenheiten der Komplexe *velans* und *levans* zurück, da *Lamarckiana* und *blandina* dieselben Plastiden enthalten.

Die geschilderten Ausbleichungserscheinungen zeigt nicht nur die normale *blandina* St., sondern auch die auf dem Wege über die *levolaeta* erhaltene Form (s. S. 203). Es war nun die Frage, ob die durch eine Plastidenmutation entstandene weiße Form dieser *blandina*, mit der die

auf S. 203 beschriebenen Versuche gemacht wurden, ebenfalls noch ähnliche Reaktionen zeigt. Nicht festzustellen war natürlich, ob die mutierten Plastiden auf den Bastardkern noch mit einer Ausbleichung ansprechen; denn sie sind ja an sich schon farblos. Es mußte sich aber feststellen lassen, ob diese durch Mutation veränderten Plastiden die zweite mögliche Reaktionsart, die Verminderung ihrer Teilungsrate, noch zeigen.

Die Ergebnisse (s. Dissertation) haben recht deutlich erwiesen, daß die mutierten Plastiden auf den Kern *levans · hookeri* noch in gleicher Weise reagieren wie ehedem. Die Zahl der Plastiden ist zwar auch in

Abb. 2. Halb weiße, halb grüne Blätter aus Kreuzungen grüner Arten mit *Hookeri* bi klbl. weiß oder *blandina* weiß. Pflanzen im Gewächshaus. 21. 4. 52.

weißen Zellen bunter Bastarde vom Typ *atrovirens* × *blandina* weiß geringer als in den grünen, die Unterschiede zwischen den grünen und den weißen Zellen sind jedoch in den Zonen der bunten *hookerilevata*, die die Ausbleichungspotenz besitzen, erheblich größer.

Mit der Verminderung der Zahl der Plastiden in den farblosen Zellen der *hookerivelutina* und der *hookerilevata* geht einher eine weitgehende Förderung der grünen und eine Schwächung der farblosen Blatteile bezüglich ihres Flächenwachstums. Ganz allgemein sind ja in halb weißen und halb grünen Blättern die grünen Hälften gegenüber den farblosen etwas gefördert; das kann wohl auf eine unterschiedliche Ernährung der beiden Teile zurückgeführt werden. Die Unterschiede sind aber meist ziemlich gering; dies geht aus der Abb. 2 hervor, die Blätter solcher Pflanzen, die noch in den Keimschalen im Gewächshaus standen, wiedergibt. Die so gebauten Blätter werden erst dann stärker asymmetrisch, wenn die Pflanzen sich bei starker Sonneneinstrahlung schon längere Zeit im Freiland befunden haben (Abb. 3). Hier scheinen die farblosen Teile noch einer zusätzlichen Schädigung durch das Licht zu unterliegen. Auch da hält sich aber die asymmetrische Ausbildung innerhalb mäßiger Grenzen; die in der Abb. 3 wiedergegebenen Formen stellen schon Extremfälle dar. Ähnliches hat auch Correns (1928, S. 140 und 1937, S. 15) schon festgestellt.

Bedeutend stärker ausgeprägt ist aber die asymmetrische Ausbildung verschieden gefärbter Blatthälften bei den *hookerivelutina*- und *hookerilevata*-Formen mit der verminderten Plastidenzahl in den weißen Arealen. Schon an den Keimblättern treten dort, wenn sie neben den *Lamarckiana*-Plastiden noch grüne *biennis*- (bei Verwendung von *Hookeri* bi.) oder *Hookeri*-Plastiden enthalten, starke Asymmetrien auf (vgl. in Abb. 4 Nr. 1 und 2 mit Nr. 4—7), und es genügen schon ganz kleine grüne Areale, um sie hervorzurufen (s. Abb. 4, Nr. 6). Auch in den ersten Laubblättern sind bei Scheckung die Wachstumsunterschiede zwischen den

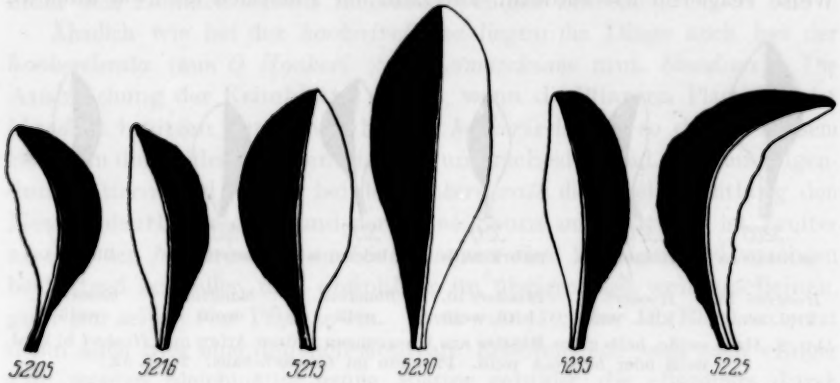

Abb. 3. Halb weiße, halb grüne Blätter aus Kreuzungen grüner Arten mit *Hookeri* bi. klbl. weiß oder *blandina* weiß. Pflanzen seit 4 Wochen im Freiland. 21. 5. 52. Zahlen wie in Abb. 2.

Blatteilen mit den verschiedenen Plastiden noch sehr groß, zumindest größer als in gleichgebauten Formen, bei denen die Weißfärbung von Blatteilen nur auf dem Pigmentverlust der Plastiden und nicht auf der Verminderung ihrer Zahl beruht (Abb. 5).

Der Unterschied im Flächenwachstum besteht aber nicht nur zwischen dem weißen Gewebe, das *Lamarckiana*-Plastiden enthält, und etwa vorhandenen grünen Geweben mit *Hookeri*- oder *biennis*-Plastiden, sondern er besteht auch, wenn die Pflanzen nur *Lamarckiana*-Plastiden besitzen, zwischen den mehr von der Störung betroffenen Geweben der Blattspreite und dem, wie erwähnt, grünen Rand der Blätter. Dies äußert sich in einer mehr oder weniger starken Wellung der Randzonen.

Wenn in den älteren Pflanzen die Phase der Wiedererholung einsetzt, dann gehen in den neugebildeten, sektorial panaschierten Blättern auch die Asymmetrien wieder Zug um Zug zurück. Die Blätter gleichen in dieser Hinsicht dann völlig denen der anderen bunten Formen. Der Rückgang der asymmetrischen Ausbildung kann dabei zumindest nicht allein darauf beruhen, daß bei der Wiedererholung die Blatteile, die *Lamarckiana*-Plastiden enthalten, mehr und mehr grün werden; er muß

mit der Fähigkeit der Plastiden zusammenhängen, sich nun wieder zu teilen; denn derselbe Rückgang der Asymmetrie spielt sich auch in der *hookerilevata* aus *Hookeri* bi. × *blandina* weiß ab, obwohl dort die Wiedererholung sich nur auf die Teilungsfähigkeit der Plastiden und nicht auf ihre Ergrünungsfähigkeit erstrecken kann.

Die verstärkte Wachstumshemmung der weißen Areale hat also anscheinend ihre Ursache in der gestörten Teilungsfähigkeit der Plastiden. Da ich niemals Zellen gefunden habe, die plastidenfrei waren, so scheint

Abb. 4. Bunte Keimblätter. *1 Hookeri* bi. klbl. weiß × *rubricaulis*; *2 atrovirens* × *Hookeri* bi. klbl. weiß; *3—7 Lamarckiana* St. × *Hookeri* St. (*3* nur mit *Lamarckiana*-Plastiden, *4—7* teilweise mit *Hookeri*-Plastiden). Schwarz = grüne Zonen, weiß = blasse Zonen.

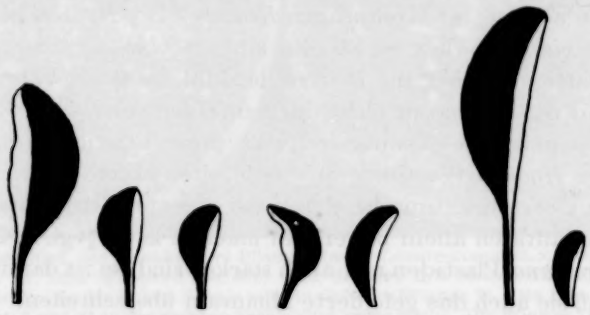

Abb. 5. Laubblätter von *hookerivelutina*-Pflanzen. Schwarz = Zonen mit grünen *Hookeri*-Plastiden, weiß = Zonen mit blassen *Lamarckiana*-Plastiden.

zumindest dann ein Stillstand in den Zellteilungen einzutreten, wenn die zur Teilung heranstehenden Zellen nicht über wenigstens zwei Plastiden verfügen. Daß Zellteilungen erst dann eintreten, wenn die Plastidenvermehrung bis zu einem gewissen Grad fortgeschritten ist, geht auch aus L. Bauers Versuchen (1942) an Protonemen von *Funaria* und *Ceratodon* hervor. Bei Pflanzen, in denen die Zellen nur eine oder wenige Plastiden enthalten, wie etwa bei *Anthoceros* und *Isoëtes*, sind solche Beziehungen zwischen Zellteilung und Plastidenteilung schon länger bekannt (vgl. Scherrer 1915, Lander 1935, Heitz 1942, Stewart 1948).

Es bestünde natürlich auch die Möglichkeit, daß die starken Asymmetrien nicht auf einer Hemmung der Zellteilungen, sondern auf einem geringeren Größenwachstum einer gleichen Zahl von Zellen in den verschiedenen Blatthälften beruhen. Eine orientierende Untersuchung in dieser Richtung ergab ganz allgemein in den weißen Arealen aller unter-

suchten Pflanzen eine geringere Zellgröße als in den grünen. Dasselbe hat auch FUNAOKA (S. 378) feststellen können. Diese Größenunterschiede haben sich jedoch in den *hookerivelutina*- und *hookerilevata*-Formen nicht ausgeprägter gezeigt als bei den anderen panaschierten Bastarden und können also für die verstärkten Asymmetrien bei diesen Formen nicht verantwortlich gemacht werden.

Zu bemerken ist noch, daß die hier geschilderte Asymmetrie der bunten Blätter der *hookerivelutina* nichts zu tun hat mit der bei der gleichen Form, aber auch bei der *hookerilaeta* vorkommenden Sichelblättrigkeit, die auch an völlig grünen Pflanzen auftreten kann (HARTE 1948, S. 594; W. STUBBE 1952).

Bezüglich der Kreuzungen zwischen den drei *Hookeri*-Formen und der *Lamarckiana* oder der *blandina* können auf Grund ihrer Stellung in der Tabelle 8 (S. 205) von vornherein bestimmte Annahmen gemacht werden[1].

1. Der Sch.W. der Kreuzungen *Hookeri* St. × *Lamarckiana* St. muß größer sein als der der Kreuzungen *Hookeri* St. × *Hookeri* bi. klbl. weiß, da *Lamarckiana* stärker ist als die klbl. *Hookeri*.

Nun hatte sich aber die *Hookeri* bi. klbl. weiß als Vater gegenüber der *Hookeri* St. überhaupt nicht durchzusetzen vermocht (Sch.W. 0,00), weil anscheinend die Teilungsfrequenz ihrer Plastiden im Verhältnis zu der der *Hookeri*-Plastiden ein bestimmtes Minimum nicht erreicht, bei dessen Überschreitung sich der Vater gegenüber der Mutter in seinen Plastidenqualitäten allein bemerkbar machen kann (vgl. S. 204). Wenn die *Lamarckiana*-Plastiden nun auch stärker sind, so ist damit aber nicht gesagt, daß sie auch das geforderte Minimum überschreiten. Der Sch.W. der Kreuzung *Hookeri* St. × *Lamarckiana* St. kann also ebenfalls 0,00 sein, ohne daß daraus auf einen Fehler in den Voraussetzungen geschlossen werden darf.

2. Da sich die *blandina* nach der Tabelle 8 (S. 205) jeweils als stärker erwiesen hat als die *Lamarckiana* St., so sollen die Sch.W. der Kreuzungen der *Hookeri* St. mit der *blandina* St. im wesentlichen auch höher sein als die der entsprechenden *Lamarckiana*-Kreuzungen.

3. Nach den Ergebnissen auf S. 208 müssen die Sch.W. bei Verwendung von *Hookeri* bi. und *Hookeri* klbl. bi. jeweils höher liegen als die, die mit der *Hookeri* St. erhalten wurden.

Die Ergebnisse (eingehende Darstellung in der Dissertation):

Hookeri St.	× *Lamarckiana* St.:	Bunte Pfl.	0,6%;	Sch.W. 0,001;	(160 Pfl.).
Hookeri bi.	× *Lamarckiana* St.:	„ „	37,9%;	„ 2,58;	(66 „).
Hookeri klbl. bi.	× *Lamarckiana* St.:	„ „	27,0%;	„ 1,87;	(37 „).

[1] Bezüglich der Stellung der *Hookeri* bi. und der *Hookeri* bi. klbl. vgl. S. 208, Anm. 2.

Hookeri St.	× *blandina* St.:	Bunte Pfl.	0,5%;	Sch.W.	0,11;	(209 Pfl.).
Hookeri bi.	× *blandina* St.:	„ „	27,0%;	„	1,51;	(126 „).
Hookeri klbl. bi.	× *blandina* St.:	„ „	46,5%;	„	3,18;	(183 „).
Lamarckiana St.	× *Hookeri* St.:	„ „	25,5%;	„	90,02;	(137 „).
Lamarckiana St.	× *Hookeri* bi.:	„ „	2,5%;	„	99,83;	(118 „).
Lamarckiana St.	× *Hookeri* klbl. bi.:	„ „	7,5%;	„	99,89;	(158 „).
Blandina St.	× *Hookeri* St.:	„ „	5,0%;	„	99,19;	(316 „).
Blandina St.	× *Hookeri* bi.:	„ „	1,0%;	„	99,91;	(209 „).
Blandina St.	× *Hookeri* klbl. bi.:	„ „	2,0%;	„	99,88;	(255 „).

Abb. 6. Unterschied der *velutihookeri*-Pflanzen (aus *r-Lamarckiana* St. × *Hookeri*), je nachdem *Hookeri* St. (mit *Hookeri*-Plastiden) oder *Hookeri* mit *biennis*-Plastiden als Vater verwendet wurde. In der linken Schale nur ein Scheck (Pflanze 2). Die Pflanzen 10 in der linken und 3, 4, 7 und 21 in der rechten Schale sind grüne *laetae*. Die Pflanze 5 in der rechten Schale ist bereits eingegangen. Kulturen 2 Monate alt.

Wenn man die Schwierigkeiten bei der Einschätzung dieser Pflanzen berücksichtigt, bei denen die apikale Hälfte der Keimblätter, da sie immer rein grün ist, für die Beurteilung völlig ausfällt, und wenn man bedenkt, daß nur die Ergebnisse eines Jahres vorliegen, so stimmen die Werte doch hinreichend mit der Erwartung überein. Eine größere Differenz ergibt sich eigentlich nur bei den Kreuzungen der *Hookeri* bi. mit *Lamarckiana* St. und *blandina* St.

Das verschiedene Aussehen der Aussaaten, je nachdem zu einer Kreuzung mit *Lamarckiana* St. die *Hookeri* St. oder die *Hookeri* bi. verwendet wurde, zeigt die Abb. 6.

Ein Vergleich der sich entsprechenden reziproken Kreuzungen zeigt, daß *Hookeri* St. stärker ist als *Lamarckiana* und *blandina*; denn sie vermag sich als Vater gegen die beiden anderen Arten bedeutend stärker durchzusetzen als diese gegen *Hookeri* St. als Mutter, obwohl hier in den reziproken Bastarden das Genom jeweils gleich ist. Die Ergebnisse

der Tabelle 8 haben sich also bezüglich dieser drei Arten aufs neue bestätigt, ebenso die auf S. 198 dargelegten Unterschiede zwischen der *Hookeri* St. und den beiden *Hookeri*-Formen mit *biennis*-Plastiden. Die Differenzen gegenüber der Tabelle 5 (S. 193) sind nicht schwerwiegend; denn es wurde dort bereits angegeben, daß die Schwierigkeiten bei der Bewertung von Bastarden mit weißen Müttern, wie sie den Ergebnissen der Tabelle 5 zugrunde liegen, nur eine mehr größenordnungsmäßige Einstufung zulassen.

Nach den Ergebnissen der Kreuzungen von *Lamarckiana* St. × *blandina* weiß (S. 205 und Dissertation) unterscheiden sich die Sch.W. der *laeta*- und der *velutina*-Formen kaum voneinander. Die Ergebnisse der Kreuzungen von *Lamarckiana* St. × *Hookeri* klbl. bi. weiß (S. 205 und Dissertation) sprachen jedoch für eine größere Stärke der *laetae*. Beide Tatsachen lassen sich miteinander in Einklang bringen. Bei den Kreuzungen mit der *Hookeri* klbl. bi. weiß sind nämlich in der *velutina* und in der *laeta* die *biennis*-Plastiden der *Hookeri* in ihrer Teilungsfähigkeit nicht gestört, wohl aber in der *velutina* die Plastiden der *Lamarckiana*. Der Unterschied in den Vermehrungsgeschwindigkeiten der Plastiden ist also in beiden Formen ein anderer, und zwar verschiebt er sich in der *velutina* zugunsten der *biennis*-Plastiden, so daß bei ihr ein höherer Sch.W. erwartet werden muß. Bei der *velutina* und der *laeta* aus *Lamarckiana* St. × *blandina* weiß werden in der *velutina* die väterlichen und die mütterlichen (da beide *Lamarckiana*-) Plastiden in gleicher Weise gehemmt, so daß das Verhältnis der Vermehrungsgeschwindigkeiten wieder dasselbe bleibt wie in der *laeta*. Der Sch.W. muß also hier im Gegensatz zur *Hookeri*-Kreuzung bei *laeta* und *velutina* gleich sein.

Allerdings würde man nun für die Sch.W. der *hookerivelutina* und der *hookerilaeta* größere Unterschiede erwarten, als sie tatsächlich gefunden wurden, und es erscheint merkwürdig, daß in einem Jahr (1950, s. Dissertation) die *laeta* sogar als die schwächere Form erscheint. Das läßt sich aber ebenfalls deuten. Die jungen *velutina*-Keimpflanzen sind, wie auf S. 217 erwähnt, zunächst völlig normal grün und enthalten in den Zellen ihrer Keimblätter auch die normale Zahl von Plastiden; d. h. aber, daß die Entwicklung des Embryo bis zu diesem Zeitpunkt in der *velutina* wie in der *laeta* völlig ungestört verläuft. Der Einfluß der für die *Lamarckiana*-Plastiden teilungshemmenden Faktoren beginnt erst in den Teilen der Pflanzen zu wirken, die etwa vom 4. Tag nach der Keimung an gebildet werden. Erst dann sind die ersten Reduktionen der Plastidenzahlen in den Zellen festzustellen, und erst dann kann die Teilungshemmung der *Lamarckiana*-Plastiden Einfluß auf den Sch.W. nehmen. Da aber zu diesem Zeitpunkt, wie früher gezeigt, die Auseinandersortierung der verschiedenen Plastidensorten schon ziemlich abgeschlossen ist und die verschiedenen Plastiden sich bereits in verschie-

denen Zellen befinden, so kann nach den Erörterungen auf S. 212f. die Verminderung der Teilungsrate der *Lamarckiana*-Plastiden den Schekkungsgrad der *velutina* kaum mehr wesentlich verändern.

Der veränderte Unterschied in den Teilungsfrequenzen der Plastiden könnte sich aber, nach S. 200f., bei Kreuzungen von *Lamarckiana* St. mit *Hookeri* St. oder *Hookeri* bi. in einer Änderung des prozentualen Anteils der grünen und der blassen Plastiden in den gemischten Zellen der Keimblätter und der Primärblätter bemerkbar machen. Der Versuch einer Auszählung der Plastiden scheitert aber daran, daß, wie auf S. 217f. beschrieben, die gestörten *Lamarckiana*-Plastiden nicht alle gleichmäßig blaß sind, sondern in allen Übergangsstufen von normalgrün bis farblos auftreten. Dadurch verhindern sie ihre sichere Unterscheidung von der jeweils noch vorhandenen, nicht gestörten Plastidensorte.

Zu erwarten wäre hier auch, daß es durch die starke Veränderung in den Teilungsfrequenzen der verschiedenen Plastidensorten, solange am Vegetationspunkt noch gemischte Zellen vorhanden sind, zu einer Verschiebung der Sch.W. käme. In den Primärblättern müßten die grünen Bezirke im Durchschnitt größer geworden sein als in den Keimblättern. Um das zu prüfen, wurden bei sämtlichen *velutina*-Pflanzen der Kreuzungen von *Hookeri* St., *Hookeri* bi. und *Hookeri* klbl. bi. mit *Lamarckiana* St. oder *blandina* St. die grünen und die weißen Flächen der Keimblätter und der Primärblätter gesondert abgeschätzt und ihre Veränderungen verglichen. Dabei zeigte es sich, daß bei den Kreuzungen, die *Hookeri* St. als den einen Elter hatten, jeweils ein Teil der Pflanzen in seinem Scheckungsgrad gleich geblieben war; vom Rest hatte sich etwa die Hälfte mehr nach grün, die andere Hälfte mehr nach weiß entwickelt, wie es dem Zufall entspricht. Bei allen Kreuzungen aber, in denen eine *Hookeri*, die *biennis*-Plastiden enthielt, verwendet worden war, verlief die Veränderung der Scheckung von den Keimblättern zu den Primärblättern eindeutig zugunsten der (gehemmten!) *Lamarckiana*-Plastiden, wie es dem Verhältnis der Stärke der Plastiden nach der Tabelle 3 (S. 190) gemäß ist.

Die erwartete Verschiebung der Buntheit zugunsten der nicht geschädigten grünen Plastidensorte konnte also nirgends beobachtet werden. Nun hat sich gezeigt, daß bei Bastardscheckung wie bei Plastidenmutanten die Störung der Tätigkeit der Chloroplasten, deren sichtbares Ergebnis Weiß- oder Gelbscheckung des Laubes ist, sehr eng mit der Belichtung zusammenhängt. Die Schädigung der Plastiden scheint mit dem Beginn ihrer photosynthetischen Tätigkeit zusammenzufallen. Wenn das auch für die jetzt betrachteten Störungen zutrifft, dann sind alle dargelegten Ergebnisse ohne weiteres klar: Die Hemmung der Teilungsfähigkeit der *Lamarckiana*-Plastiden setzt auch hier noch nicht am Vegetationspunkt ein, sondern erst zu einem späteren Zeitpunkt in der

Blattentwicklung. Infolgedessen vermag sie den Grad der Buntheit auch nicht in größerem Umfange zu beeinflussen.

O. Der Zusammenhang zwischen dem Prozentgehalt an bunten Pflanzen und dem Scheckungswert einer Kreuzungsserie.

Die bisherigen Ergebnisse haben das Auftreten der verschiedenen Scheckungsgrade mit großer Wahrscheinlichkeit auf eine verschiedene Vermehrungsgeschwindigkeit artspezifischer Plastiden zurückzuführen gestattet. Einen tieferen Einblick in die Vorgänge bei der Plastidenvererbung, wenn auch keineswegs eine abschließende Klärung, mögen noch die folgenden Überlegungen bringen.

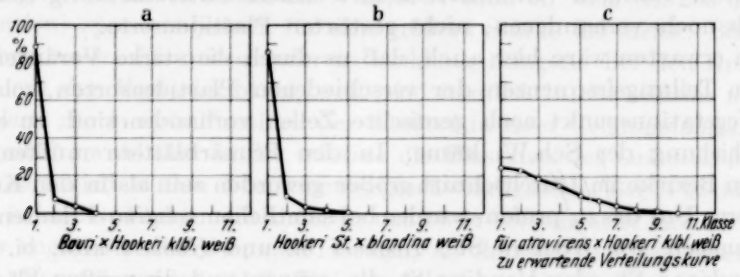

Abb. 7 a—c. Graphische Darstellung der Verteilung der Sämlinge auf die einzelnen Klassen (Verteilungskurven).

Wenn man die Tabelle 8 (S. 205) betrachtet, so zeigt sich, daß die Sch.W. der einzelnen Kreuzungsserien und ihre Prozentzahlen an bunten Pflanzen im allgemeinen einander parallel laufen. Zumindest läßt sich feststellen, daß Kreuzungen mit hohen Sch.W. auch hohe Prozentsätze bunter Pflanzen aufweisen und umgekehrt, wenn auch im einzelnen kleinere Unregelmäßigkeiten auftreten. Diese können immerhin durch die geringe Zahl der vorliegenden Versuche erklärt werden.

Zeichnet man die Verteilung der bunten Pflanzen auf die einzelnen Klassen, gemäß der Aufgliederung nach S. 188f., für jede Versuchsserie graphisch auf, wie das in den Abb. 7—10 zum Teil geschehen ist, so erhält man bei den Formen mit schwacher Scheckung, etwa bei *Bauri* × *Hookeri* klbl. bi. weiß (Abb. 7a) oder bei *Hookeri* St. × *blandina* weiß (Abb. 7b), das Muster einer einseitigen Modifikationskurve, wie sie sich ergeben muß, wenn ein labiles Merkmal nur nach einer Richtung (in diesem Falle die Laubfarbe nur von grün nach bunt) modifiziert werden kann. Infolge der Parallelität zwischen dem Prozentsatz der bunten Pflanzen und dem Scheckungsgrad würde man dann für die Verteilungskurven bei den stärker gescheckten Arten erwarten, daß der die grünen Pflanzen darstellende Gipfel der Kurve mehr und mehr absinkt, und die Kurve, weiterhin eingipfelig bleibend, sich immer mehr in den

Bereich der höheren Klassen hinein erstreckt (Abb. 7c). Solche Kurven treten aber nicht auf, sondern es entstehen in allen Fällen, mit Ausnahme der beiden besprochenen, Kurven, die in ihrem allgemeinen Verlauf typische, mehr oder weniger symmetrische Modifikationskurven darstellen (Abb. 8), und deren Maximum sich mit zunehmendem Sch.W.

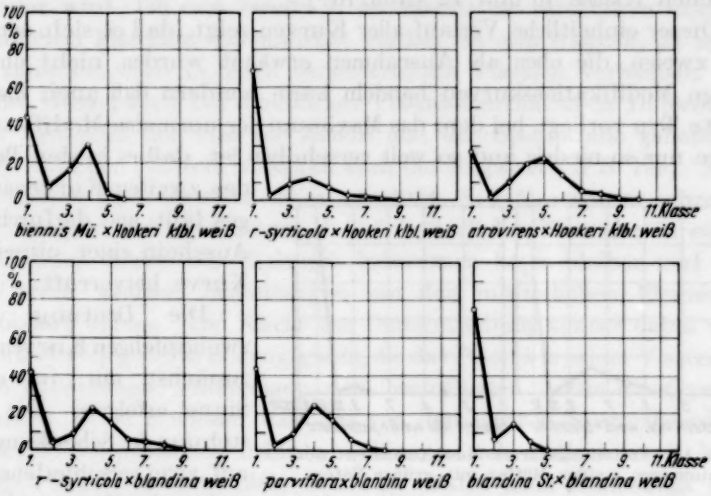

Abb. 8. Typische zweigipfelige Verteilungskurven aus Aussaaten der Kreuzungen grüner Mütter mit weißen Vätern.

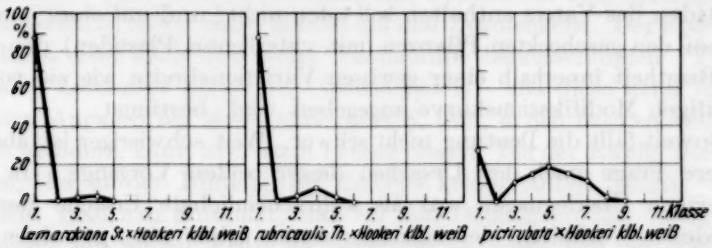

Abb. 9. Extrem zweigipfelige Form der Verteilungskurven aus Aussaaten der Kreuzungen grüner Mütter mit weißen Vätern.

der Serie mehr und mehr in den Bereich der höheren Klassen hinein verschiebt. Der Verlauf aller dieser Kurven läßt deutlich erkennen, daß sie in den meisten Fällen ihren Anfang vom Nullpunkt des Koordinatensystems aus nehmen sollten, auf dessen Abszisse die Klassennummern und auf dessen Ordinate der Prozentsatz der bunten Pflanzen abgetragen sind. In einer Reihe von Fällen ist der Anfangspunkt der Kurven sogar noch weiter nach rechts verlagert, so daß sie erst mit der Klasse 2 beginnen (Abb. 9). Das heißt aber, daß auf Grund aller dieser Modifikationskurven rein grüne Pflanzen, die der Klasse 1 zuzurechnen wären, überhaupt nicht auftreten dürften. In Wirklichkeit ist jedoch

stets eine größere Zahl rein grüner Pflanzen vorhanden und deshalb erfolgt von der Klasse 2 zur Klasse 1 jeweils ein neuer, starker Anstieg der Kurven, die dadurch zweigipfelig werden. Ganz analog sind auch die Kurven, die aus den reziproken Kreuzungen mit den weißen Pflanzen als Müttern gewonnen werden, zweigipfelig, mit dem zweiten Anstieg zwischen Klasse 10 und 12 (Abb. 10[1]).

Dieser einheitliche Verlauf aller Kurven zeigt, daß es sich auch bei den zweien, die oben als Ausnahmen erwähnt wurden, nicht um einseitige Modifikationskurven handeln kann, sondern daß auch hier der zweite Typ vorliegt, bei dem das Maximum der normalen Modifikationskurve nur so niedrig und so weit verschoben ist, daß es in den Bereich des zweiten Kurvenanstieges fällt und dadurch den Anschein einer einseitigen Kurve hervorruft.

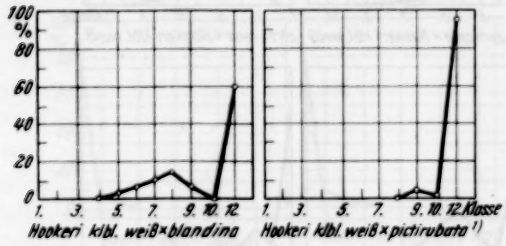

Abb. 10. Verteilungskurven aus Aussaaten der Kreuzungen weißer Mütter mit grünen Vätern.

Die Deutung dieser zweigipfeligen Kurven kann zunächst nur in einem Sinne erfolgen. Die Entstehung der Scheckung muß auf zwei verschiedenen Ursachen beruhen, auf einer ersten, die entscheidet, ob eine Pflanze überhaupt in ihrem Gewebe Plastiden des Vaters enthalten soll oder nicht, und auf einer zweiten, die bei den gescheckten Pflanzen (mit väterlichen Plastiden) den Grad der Buntheit innerhalb einer gewissen Variationsbreite, wie sie von der jeweiligen Modifikationskurve angegeben wird, bestimmt.

Soweit fällt die Deutung nicht schwer. Weit schwieriger ist aber die weitere Frage nach den Ursachen dieser beiden Vorgänge. In allen bisherigen Überlegungen war als wahrscheinlichste Ursache des verschiedenen Verhaltens der einzelnen Arten neben einer etwaigen Verschiedenheit der Intrabilität der Eizellen eine artspezifische Vermehrungsgeschwindigkeit der Plastiden herausgearbeitet worden. Nun könnte in der Tat diese artspezifisch verschiedene Vermehrungsgeschwindigkeit die beiden Phänomene, das verschieden häufige Auftreten bunter Pflanzen und den durchschnittlich verschiedenen Scheckungsgrad der Pflanzen, erklären. Folgende Vorstellungen führen dabei zum Ziel: Die ersten Stadien der Embryonalentwicklung gehen bei *Oenothera* nach RENNER (1915, S. 120) in der Weise vor sich, daß das Ei, nach der Befruchtung eine rundliche Blase, am Scheitel eine schmale Ausstülpung treibt und dadurch flaschenförmig wird. Der Kern und die Hauptmasse des Plasmas liegen in dem engen Spitzenteil. Die erste Teilungswand

[1] Klasse 11 tritt hier nicht auf (s. S. 189).

liegt quer und trennt einen dünnen Kopf von einem meist aufgeblasenen Fußteil. Der Kopf wird zum eigentlichen Embryo, der blasenförmige Teil zum Suspensor. Die erste Teilung der befruchteten Eizelle ist also, von der Größe der beiden Teilprodukte aus betrachtet, inäqual, indem nur ein Bruchteil der Eizelle zum Embryo, der Hauptteil aber zum Suspensor wird. Ob nun bereits in der Eizelle die väterlichen und die mütterlichen Plastiden durchmischt werden, ist sehr fraglich, da sie ja wohl zunächst noch in ihren angestammten Plasmen verbleiben und zwischen diesen auch bei erbmäßiger Plasmaidentität doch Differenzen in der Viscosität der von der Eizelle und der Spermazelle gelieferten Anteile bestehen dürften (s. hierzu auch die Angaben auf S. 199). Ähnliches nimmt auch RENNER schon an (1934, S. 245), wenn er schreibt: „Es kann ganz wohl geschehen, daß die väterlichen Plastiden in einem beschränkten Bezirk des Eiplasma beisammen liegen bleiben und deswegen nach wenigen Zellteilungen von den mütterlichen Elementen abgesondert werden. Die Stärke der Durchmischung könnte dabei wohl von Außenbedingungen abhängig sein, die das Plasma in seiner Viscosität, in den Strömungserscheinungen usw. beeinflussen." Für die Gymnospermen z. B. ist erwiesen, daß das von dem großen Spermatozoid in die Eizelle eingebrachte männliche Plasma sich vielfach noch lange verfolgen läßt (SCHNARF 1941, S. 115f.). Dabei kann keineswegs stets eine gleichmäßige Verteilung über die Eizelle festgestellt werden. In den meisten Fällen wandert das männliche Plasma mit dem Spermakern zum Eikern und bildet einen Mantel um den Zygotenkern. Der Spermakern kann aber auch aus seiner Plasmahülle herausschlüpfen *(Thuja orientalis, Libocedrus decurrens, Chamaecyparis)*, und diese kann dann, nach den Angaben bei MICHAELIS (1949, S. 182), in den basalen Teil der Eizelle wandern, kann aber auch in dem oberen Teil der Eizelle zurückbleiben, der an der Bildung des Embryo keinen Anteil nimmt.

Wenn man nun annimmt, daß bei den Oenotheren der väterliche Plasmateil mit seinen Plastiden bevorzugt in jenen Teil der Eizellen gelangt, der später dem Suspensor zugeteilt wird, so können die väterlichen Plastiden, wenn dieser Fall eingetreten ist, in der Bastardpflanze nicht mehr zur Geltung kommen. Das wäre etwa der Fall bei den Kreuzungen von *Hookeri* St. und *blandina* St. mit *Hookeri* klbl. bi. weiß. Je schneller die väterlichen Plastiden (und allenfalls das väterliche Plasma) sich aber vermehren, um so häufiger wird ein Teil von ihnen in den Bereich hineingelangen, der später dem Embryo zugeteilt wird, und dieser Teil ist es, der dann die Buntheit hervorruft, die sich in ihrer Stärke wieder nach dem Verhältnis der Vermehrungsgeschwindigkeiten der väterlichen und mütterlichen Plastiden richten muß. Die eine zu Beginn dieses Abschnittes gemachte Annahme würde es also gestatten, alle bisher beobachteten Phänomene auf einen einzigen Grundvorgang,

nämlich die artspezifisch verschiedene Vermehrungsgeschwindigkeit der Plastiden, zurückzuführen.

Es müssen aber dann verschiedene Effekte auftreten, die experimentell prüfbar sind.

1. Zwischen den jeweiligen prozentualen Anteilen der bunten Pflanzen an den verschiedenen Aussaaten und den Scheckungswerten dieser Aussaaten muß eine strenge Parallelität bestehen. Die Sch.W. dürfen dabei aber nur von den jeweils bunten Pflanzen der Aussaaten allein berechnet werden, weil in ihrer bisherigen Berechnung ja der Anteil der grünen Pflanzen mit einbezogen ist. Die entsprechenden Werte sind in den Tabellen 9 und 10 einander gegenübergestellt.

In großen Zügen lassen diese Ergebnisse eine Parallelität der Werte wohl erkennen. Im besonderen treten aber, vor allem bei den Kreuzungen mit der *Hookeri* klbl. bi. weiß, in der Reihenfolge der Arten eine Anzahl von Verschiebungen auf, je nachdem man sie nach den Sch.W. oder

Tabelle 9. *Kreuzungen mit Hookeri bi. klbl. weiß als Vater.*

Reihenfolge der Arten nach dem Scheckungwert der bunten Pflanzen			Reihenfolge der Arten nach dem prozentualen Anteil der bunten Pflanzen		
	Mutter	Sch. W.		Mutter	% bunt
1.	*Hookeri* St.	0,00	1.	*Hookeri* St.	0,0
2.	*blandina* St.	0,00	2.	*blandina* St.	0,0
3.	*Bauri*	0,61	3.	*Lamarckiana* St.	2,5
4.	*rubricaulis*	4,20	4.	*Bauri*	9,3
5.	*Lamarckiana* St.	5,72	5.	*suaveolens*	20,8
6.	*suaveolens*	6,48	6.	*rubricaulis*	24,8
7.	*biennis* Mü.	6,71	7.	*biennis* Mü.	36,7
8.	*r-syrticola*	11,54	8.	*rubricuspis*	37,0
9.	*parviflora*	11,97	9.	*r-syrticola*	38,9
10.	*rubricuspis*	18,49	10.	*parviflora*	41,9
11.	*atrovirens*	20,53	11.	*atrovirens*	69,8
12.	*pictirubata*	27,78	12.	*pictirubata*	72,6

Tabelle 10. *Kreuzungen mit blandina weiß als Vater.*

Reihenfolge der Arten nach dem Scheckungswert der bunten Pflanzen			Reihenfolge der Arten nach dem prozentualen Anteil der bunten Pflanzen		
	Mutter	Sch. W.		Mutter	% bunt
1.	*Hookeri* St.	1,71	1.	*Hookeri* St.	14,9
2.	*blandina* St.	2,75	2.	*blandina* St.	21,8
3.	*Lamarckiana* St.	4,82	3.	*Lamarckiana* St.	27,2
4.	*Bauri*	5,94	4.	*rubricaulis*	38,4
5.	*rubricaulis*	8,85	5.	*Bauri*	43,2
6.	*biennis* Mü.	9,35	6.	*biennis* Mü.	45,4
7.	*suaveolens*	13,76	7.	*suaveolens*	52,6
8.	*parviflora*	14,12	8.	*parviflora*	56,4
9.	*r-syrticola*	16,00	9.	*r-syrticola*	65,0
10.	*rubricuspis*	21,20	10.	*atrovirens*	65,4
11.	*atrovirens*	33,36	11.	*rubricuspis*	67,8
12.	*pictirubata*	36,93	12.	*pictirubata*	69,5

nach den prozentualen Anteilen der bunten Pflanzen zusammenstellt. Das könnte immerhin noch darauf beruhen, daß die zugrunde gelegten Sch.W. im besten Fall aus den Ergebnissen von 3 Versuchsjahren errechnet werden konnten, daß aber zum Teil auch nur mit zwei oder gar nur mit einem Wert gearbeitet werden mußte. Eine Fortsetzung der Versuche über mehrere Jahre müßte dann solche durch Zufälligkeiten bedingte Verschiebungen ausgleichen. An den Kreuzungen mit der weißen *blandina* hat sich die geforderte Parallelität bedeutend besser zeigen lassen. Trotzdem muß gesagt werden, daß die angeführten Ergebnisse nicht ausreichen, um eine strenge Parallelität der Sch.W. und der Prozentzahlen der bunten Pflanzen zu beweisen; es sei aber betont, daß sie noch viel weniger einen Beweis für die Ablehnung dieser Parallelität liefern können. Das Kriterium der Parallelität der Werte kann also zur Entscheidung der aufgeworfenen Frage vorerst nicht herangezogen werden.

2. Ein Vergleich der reziproken Kreuzungen zwischen den einzelnen grünen Arten einerseits und der *Hookeri* klbl. bi. weiß oder der weißen *blandina* andererseits müßte zu folgenden Ergebnissen führen: Bei gleicher Plastidensorte in der als Vater und der als Mutter verwendeten Art muß, wenn in der Kreuzung grün × weiß ein Prozentsatz A von bunten Pflanzen auftritt, in der reziproken Kreuzung derselbe Prozentsatz A an bunten Pflanzen auftreten. Diese Verhältnisse müssen sich um so mehr verschieben, d. h. die Prozentsätze der bunten Pflanzen müssen um so mehr voneinander abweichen, je mehr sich die beiden verwendeten Plastidensorten voneinander unterscheiden. Voraussetzung für diesen Schluß ist die in den meisten Fällen ja festgestellte weitgehende Unabhängigkeit der Vermehrungsgeschwindigkeit der Plastiden vom Einfluß des Genoms.

1. Pflanzen mit gleichen Plastiden. Biennis-Plastiden enthalten *biennis* Mü., *biennis* cruc., *biennis* sulf., sowie *Hookeri* bi. und *Hookeri* klbl. bi. Die Plastiden von *suaveolens* sind denen der *biennis* zumindest recht ähnlich. *Rubricaulis* scheint nach meinen Befunden ebenfalls *biennis*-ähnliche Plastiden zu besitzen, und nicht, wie BAERECKE (1944, S. 65) annimmt, *ammophila*-Plastiden. Die nachfolgenden Ergebnisse (Tabelle 11) deuten ebenfalls darauf hin. *Lamarckiana*-Plastiden sind in *Lamarckiana* St. und den *blandina*-Formen enthalten.

Wenn man eine etwa durch Umwelteinflüsse hervorgerufene Schwankung der sich entsprechenden Werte von ± 5(%) in Kauf nimmt, so ist die aufgestellte Forderung immerhin in drei Vierteln der Fälle gut erfüllt. Ungeklärt bleibt allerdings die Frage, warum die Absolutwerte der Prozentzahlen auch bei gleicher Plastidensorte so weit voneinander abweichen, und etwa von 8,5:8,3 bei der *Hookeri* bi. bis zu 36,2:37,5 bei *rubricaulis* schwanken. Es waren etwa gleiche Werte bei allen Formen

Tabelle 11.

Kreuzung	1.[1] Bunte Pflanzen %	2.[1] Bunte Pflanzen %	Abweichung von der Erwartung
a) *biennis*-Plastiden.			
Hookeri bi. × *Hookeri* bi. klbl. weiß	8,5	8,3	— 0,2
Hookeri bi. × *Hookeri* bi. klbl. weiß	9,4	4,1	— 5,3
Hookeri bi. klbl. grün × *Hookeri* bi. klbl. weiß	18,0	4,7	—13,3
Hookeri bi. klbl. grün × *Hookeri* bi. klbl. weiß	13,8	13,5	— 0,3
biennis Mü. × *Hookeri* bi. klbl. weiß	27,0	20,0	— 7,0
biennis Mü. × *pictihookeri* weiß (*biennis*-Plastiden)	41,0	41,6	— 0,6
suaveolens × *pictihookeri* weiß (*biennis*-Plastiden)	22,1	25,6	+ 3,5
suaveolens × *Hookeri* bi. klbl. weiß	24,5	13,3	—11,2
rubricaulis × *Hookeri* bi. klbl. weiß	45,0	38,2	— 6,8
rubricaulis × *Hookeri* bi. klbl. weiß	36,2	37,5	+ 1,3
b) *Lamarckiana*-Plastiden.			
blandina grün × *blandina* weiß	29,9	34,0	+ 4,1
blandina grün × *blandina* weiß	24,5	25,0	+ 0,5
blandina St. × *blandina* weiß	15,8	19,0	+ 3,2

mit gleichen Plastiden erwartet worden. Wie geartete Unterschiede hier eine Rolle spielen ist nicht zu erkennen[2].

II. Pflanzen mit verschiedenen Plastiden. Für Plastidensorten, die eine höhere Teilungsfrequenz besitzen als die *biennis*-Plastiden, die also in der Tabelle 3 (S. 190) die Plätze 1—4 einnehmen, zeigen sich folgende Zahlen:

Tabelle 12.

Kreuzung	1.[1] Bunte Pflanzen %	2.[1] Bunte Pflanzen %	Abweichung von der Erwartung
Lamarckiana St. × *Hookeri* bi. klbl. weiß	2,0	61,5	+59,5
Lamarckiana St. × *Hookeri* bi. klbl. weiß	3,6	68,2	+64,6
blandina St. × *Hookeri* bi. klbl. weiß	0,0	41,2	+41,2
blandina St. × *Hookeri* bi. klbl. weiß	0,0	33,3	+33,3
Bauri × *Hookeri* bi. klbl. weiß	7,0	25,5	+18,5

[1] In den Tabellen 11—15 gibt Spalte 1 stets die angeführte und Spalte 2 die reziproke Kreuzung wieder.

[2] Verschiedene Prozentsätze an bunten Pflanzen bei gleichen sich gegenüberstehenden Plastidensorten aber verschiedenen Genomen hatten sich auch aus den Kreuzungen ergeben, die auf den Seiten 208f. und 212 besprochen wurden. Dort war daraus auf einen Einfluß des Genoms auf die Intrabilität der Eizellen geschlossen worden. Die Gleichheit der aus den reziproken Kreuzungen sich ergebenden Werte bei den Formen mit niederen und mit hohen Prozentzahlen an bunten Pflanzen läßt diese Erklärung hier nicht gelten, da nach S. 197 eine Coadaptation zwischen der Intrabilität der Eizellen und der Stärke der Eintrittsfähigkeit der Plasmahüllen der Spermakerne in die Eizellen innerhalb einer Art bestehen müßte. Die Frage, auf welche Weise das Genom in allen diesen Fällen die Vorgänge beeinflußt, muß also vorerst noch offenbleiben.

Schließlich ergeben die Werte für jene Plastiden, die schwächer sind als die der *biennis* (Tabelle 3, Platz 8—13), die folgende Tabelle 13:

Tabelle 13.

Kreuzung	1.[1] Bunte Pflanzen %	2.[1] Bunte Pflanzen %	Abweichung von der Erwartung
r-syrticola × *Hookeri* bi. klbl. weiß	54,0	0,0	—54,0
r-syrticola × *Hookeri* bi. klbl. weiß	34,6	0,0	—34,6
parviflora × *Hookeri* bi. klbl. weiß	36,2	1,5	—34,7
ammophila × *Hookeri* bi. klbl. weiß	28,2	0,0	—28,2
atrovirens × *Hookeri* bi. klbl. weiß	58,5	0,0	—58,5
atrovirens × *Hookeri* bi. klbl. weiß	83,2	0,0	—83,2
pictirubata × *Hookeri* bi. klbl. weiß	59,9	2,4	—57,5
pictirubata × *Hookeri* bi. klbl. weiß	66,2	0,0	—66,2
pictirubata × *Hookeri* bi. klbl. weiß	81,6	4.8	—76,8

Die auf S. 231 aufgestellten Forderungen sind also im großen und ganzen erfüllt worden. Die wenigen vorliegenden Versuche lassen aber keine Schlüsse zu, die ins einzelne gehen. Es lassen sich im wesentlichen nur 3 Gruppen von Arten auseinandertrennen, deren Plastiden entweder schwächer oder stärker als die der *biennis*, oder aber *biennis*-ähnlich sind. Innerhalb dieser Gruppen ist eine weitere Auseinandergliederung kaum mehr durchzuführen. Dazu wäre eine viel größere Zahl von Versuchen notwendig, um alle durch Außeneinflüsse verursachten Schwankungen auszuschalten. Mit Sicherheit läßt sich nur sagen, daß die *atrovirens*-Plastiden, die auch in der *pictirubata* enthalten sind, die geringste Durchschlagskraft besitzen. Das war auch aus den bisherigen Ergebnissen schon hervorgegangen (s. Tabelle 3, S. 190 und Tabelle 8, S. 205). Von den starken Arten, *Hookeri* St., *Lamarckiana* St. und *Bauri*, erweist sich *Bauri* nun doch als die schwächste, trotz ihrer Stellung vor der *Lamarckiana* in der Tabelle 3 (vgl. auch Tabelle 4, S. 192; S. 204/5 und S. 230). *Lamarckiana* St. zeigt sich hier im Gegensatz zu den meisten anderen Ergebnissen stärker als die *blandina*. Dieser Wechsel könnte damit zusammenhängen, daß es anscheinend nicht nur, wie auf S. 204 dargelegt, einen bestimmten Grenzwert in den Unterschieden der Vermehrungsgeschwindigkeiten der Plastiden gibt, bei dessen Überschreitung sich die als Vater verwendete Art gegenüber der Mutter überhaupt nicht mehr bemerkbar machen kann, sondern daß es einen ebensolchen Grenzwert in der anderen Richtung gibt, mit dessen Überschreitung sich keine merkliche Erhöhung des Prozentsatzes der auftretenden bunten Pflanzen mehr verbindet. Unterschiede zwischen zwei Arten, deren Werte in diesem Grenzbereich liegen, sind dann nur

[1] Siehe Anm. 1, S. 232.

mehr zufällig bedingt und Vertauschungen in der Reihenfolge kommen demzufolge vor. In einem solchen Fall kann unter Umständen die Betrachtung der reziproken Kreuzung oder die Beurteilung des Scheckungswertes die Aufklärung über die wahre Einstufung der Art bringen.

Daß es tatsächlich einen solchen oberen Grenzwert gibt, geht aus den Tabellen 9 und 10 auf S. 230 hervor. Mit *Hookeri* klbl. weiß als Vater beträgt hier der Prozentsatz der bunten Pflanzen für *atrovirens* 69,8 und für *pictirubata* 72,6. Bei Verwendung der bedeutend stärkeren weißen *blandina* haben sich für alle Arten die Prozentsätze der bunten Pflanzen meist beträchtlich erhöht; für *atrovirens* und *pictirubata* aber, für die schon zuerst die Plastidenunterschiede ein Höchstmaß erreicht hatten, sind diese Werte mit 65,4 und 69,5 etwa auf gleicher Höhe geblieben. Die Sch.W. der bunten Pflanzen haben jedoch, gemäß der Vergrößerung des Unterschiedes in den Vermehrungsgeschwindigkeiten der Plastiden, einen deutlichen weiteren Anstieg erfahren.

3. Wenn man die reziproken Kreuzungen zwischen den einzelnen grünen Arten einerseits und der *Hookeri* klbl. bi. weiß oder der weißen *blandina* andererseits bezüglich ihrer Sch.W. vergleicht, so müßte gemäß den auf S. 228f. entwickelten Vorstellungen, analog zu Ziff. 2 (S. 231), gefordert werden, daß, bei gleicher Plastidensorte, bei einem Sch.W. von *B* in der Kreuzung grün × weiß, in der reziproken Kreuzung ein Sch.W. von der Größe 100—*B* aufträte. Auch hier müßten sich die Werte um so mehr verschieben, je mehr die verwendeten Plastidensorten sich voneinander unterscheiden. Für Arten mit gleichen oder ähnlichen Plastiden ergibt sich wieder:

Tabelle 14.

Kreuzung	1.[1] Sch.W.	2.[1] Sch.W.	Abweichung von der Erwartung
a) *biennis*-Plastiden.			
Hookeri bi. klbl. grün × *Hookeri* bi. klbl. weiß	2,02	80,34	—17,64
biennis Mü. × *pictihookeri* weiß (*biennis*-Plastiden)	6,32	78,12	—15,56
suaveolens × *pictihookeri* weiß (*biennis*-Plastiden)	4,64	79,14	—16,22
rubricaulis × *Hookeri* bi. klbl. weiß	3,14	68,16	—28,70
b) *Lamarckiana*-Plastiden.			
blandina grün × *blandina* weiß	6,49	74,24	—19,27
blandina grün × *blandina* weiß	4,56	84,68	—10,76
blandina St. × *blandina* weiß	3,57	93,45	— 2,89

Die aufgestellte Forderung ist also hier in keiner Weise erfüllt. Die Werte der Kreuzungen weiß × grün weichen von den theoretisch für sie aus den reziproken Kreuzungen erschlossenen Werten erheblich ab.

[1] Siehe Anm. 1, S. 232.

Diese Abweichung erfolgt aber stets nach der Minus-Seite und deutet auf eine Schwächung der farblosen Plastiden gegenüber den grünen Plastiden der gleichen Art hin. Daß die nach weiß mutierten Plastiden nicht nur in bezug auf ihre Färbung, sondern auch in anderen Punkten verändert sein können, ist immerhin denkbar, und nach den Befunden auf S. 202 hatte bereits eine Schwächung der farblosen Plastiden bezüglich ihrer Teilungsfrequenz in Erwägung gezogen werden müssen. Sie scheint sich hier also erneut zu bestätigen.

Für die stärkeren Arten ergeben sich die Werte:

Tabelle 15.

Kreuzung	1.[1] Sch.W.	2.[1] Sch.W.	Abweichung von der Erwartung
blandina St. × *Hookeri* bi. klbl. weiß	0,00	67,95	−32,05
Lamarckiana St. × *Hookeri* bi. klbl. weiß	6,43	79,75	−13,82
Bauri × *Hookeri* bi. klbl. weiß	0,56	81,36	−18,08

Die schwächeren Arten sind durch die Tabelle 16 gekennzeichnet.

Tabelle 16.

Kreuzung	1.[1] Sch.W.	2.[1] Sch.W.	Abweichung von der Erwartung
r-syrticola × *Hookeri* bi. klbl. weiß	9,74	100,00	+ 9,74
parviflora × *Hookeri* bi. klbl. weiß	13,39	98,60	+ 11,99
ammophila × *Hookeri* bi. klbl. weiß	6,74	100,00	+ 6,74
atrovirens × *Hookeri* bi. klbl. weiß	15,92	100,00	+ 15,92
atrovirens × *Hookeri* bi. klbl. weiß	18,95	100,00	+ 18,95
pictirubata × *Hookeri* bi. klbl. weiß	27,50	97,10	+ 24,60
pictirubata × *Hookeri* bi. klbl. weiß	34,50	100,00	+ 34,50
pictirubata × *Hookeri* bi. klbl. weiß	26,10	94,90	+ 21,00

Die 3 Werte für die stärkeren Plastidensorten sind nicht sehr instruktiv und wohl auch zu wenige, so daß kein eindeutiges Bild entsteht. Nur die *blandina*-Kreuzung zeigt die Verschiebung der Werte gegenüber den Kreuzungen mit gleichen Plastidensorten gut. Sehr deutlich weichen aber die Formen mit den schwächeren Plastiden nach der Plus-Seite hin ab.

Da, wie gezeigt, die prozentualen Anteile der bunten Pflanzen und die Sch.W. um so mehr von dem für gleiche Plastiden errechneten Wert nach Plus oder Minus abweichen, je größer die Unterschiede der verwendeten Plastidensorten sind, sollte es theoretisch möglich sein, auf Grund dieser Abweichungen das Verhältnis der Vermehrungsgeschwindigkeiten der einzelnen Plastidensorten direkt zu errechnen. Dies scheitert jedoch an dem Vorhandensein der auf den S. 204 und 233

[1] Siehe Anm. 1, S. 232.

besprochenen Grenzwerte. Diese bedingen einmal, daß schwache Arten. die als Mütter verwendet sich noch als deutlich verschieden zu erkennen gegeben haben, als Väter gegenüber der gleich starken „Test"-Art sich überhaupt nicht mehr durchzusetzen vermögen und somit denselben Sch.W. (0 oder 100) und denselben Prozentwert für die bunten Pflanzen (0) erhalten (s. etwa *syrticola*, *ammophila*, *atrovirens* auf S. 233 und 235). Die Grenzwerte bedingen aber auch, wie im Falle der *blandina* St. und der *Hookeri* St. (S. 204), daß, wenn zwei verschiedene starke Arten mit einer schwachen als Vater getestet werden, sie ebenfalls dieselben Werte (Sch.W. 0 und Prozentwert 0) erhalten können, ohne daß sie wirklich gleich sind, nur weil der Vater sich keiner von beiden gegenüber durchzusetzen vermag. Diese Tatsache fälscht die als Abweichung bezeichneten Ergebnisse und verhindert, daß aus ihnen die relative Stärke der Arten errechnet werden kann.

Bemerkenswert ist ein weiteres Ergebnis, das sich aus den Tabellen 11 bis 16 auf den S. 232—235 zu erkennen gibt. Bei den Kreuzungen, in denen die weißen *biennis*-Plastiden stärker sind als die ihnen gegenüberstehenden grünen, zeigt sich ihre Stärke jeweils dadurch, daß sie, wenn sie sich in der Vaterpflanze befinden, mehr Schecken zu erzeugen vermögen, als umgekehrt die grünen Planzen hervorbringen können, wenn die weißen Plastiden sich in der Mutter befinden. Dieser Unterschied drückt sich in den Tabellen mit den Prozentzahlen der bunten Pflanzen durch eine Minus-Abweichung aus, deren Größe ein Maß für die relative Stärke der farblosen *biennis*-Plastiden ist. Diese Stärke zeigt sich aber auch in den Scheckungswerten der jeweils hervorgebrachten bunten Pflanzen. Auch diese sind in den reziproken Kreuzungen, je mehr die Plastidensorten voneinander verschieden sind, um so mehr von dem theoretischen Verhältnis $B:(100-B)$ wegverschoben. Es liegt dabei in der Art der vorstehenden Darstellung, daß sich diese Parallelität zwischen den beiden Vorgängen in den Tabellen, die die Scheckungswerte enthalten, durch eine entsprechende Plus-Abweichung zu erkennen gibt. Dieselbe Überlegung gilt mutatis mutandis auch für jene Kreuzungen, in denen die *biennis*-Plastiden die schwächeren sind. Die Parallelität zwischen dem Scheckungswert der aufgetretenen bunten Pflanzen und dem Anteil dieser bunten Pflanzen an einer Aussaat würde wieder im Sinn der auf S. 228f. gegebenen Deutung des ganzen Problems liegen.

Ein ganz anderes Bild zeigen jedoch die Versuche, bei denen sich etwa gleiche Plastidensorten gegenüberstehen. Hier bleiben, wie das von der Theorie gefordert wurde, die Prozentwerte der bunten Pflanzen in den reziproken Kreuzungen ungefähr auf gleicher Höhe, während die Scheckungswerte stark nach der Minus-Seite abweichen und so eine Schwächung der farblosen Plastiden gegenüber den gleichartigen

grünen angeben. Die Veränderung betrifft also hier einzig und allein die Stärke der Scheckung der bunten Pflanzen und nicht die Größe ihres Anteils an der Gesamtzahl der Pflanzen einer Aussaat. Von einer Parallelität kann hier keine Rede mehr sein. Das ließe nun eher wieder darauf schließen, daß die beiden Vorgänge, die, wie auf S. 228 dargelegt, bewirken, ob die Pflanzen einer Aussaat überhaupt bunt werden oder nicht, und wenn ja, wie stark der Grad ihrer Buntheit ist, auf zwei voneinander unabhängigen Grundursachen beruhen, von denen die eine etwa den Eintritt der väterlichen Plastiden in die Eizelle beherrscht, während die andere durch die Vermehrungsgeschwindigkeit der in die Eizelle gelangten Plastiden dargestellt wird. Die Plastidenmutation von grün nach weiß würde dabei nur die Vermehrungsgeschwindigkeit der mutierten Plastiden, nicht aber ihr Eintrittsvermögen in die Eizellen verändern. Für den Gesamtscheckungswert, wie er auf den S. 188 bis 226 zugrunde gelegt wurde, wären dann beide Komponenten, unter Umständen noch durch das Genom modifiziert, verantwortlich, wobei allerdings über ihre gegenseitige Stärke und Koppelung noch keinerlei Angaben möglich sind.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Durch Mutation defekte Plastiden bleiben unter allen Kernverbindungen unfähig, wieder normal zu ergrünen.

Bei dem im Normalfall immer erfolgenden Übergang von der Albomaculatio zur periklinalen Verteilung der Gewebe wird die Anordnung weiß-über-grün häufiger eingenommen als die Lagerung grün-über-weiß.

Die verschiedenen Arten von *Oenothera* vermögen bei Kreuzungen ihre Plastiden in verschiedenem Maße gegeneinander durchzusetzen. Am „stärksten" erweisen sich dabei die Plastiden der *O. Hookeri* St., am „schwächsten" die von *atrovirens*. Zwischen diesen Extremen ordnen sich die anderen untersuchten Arten in folgende Reihe: *Hookeri* > *Lamarckiana* > *Bauri* > *rubricaulis* > *suaveolens* > *biennis* > *syrticola* > *parviflora* > *rubricuspis* > *ammophila* > *atrovirens*.

Die verschiedene „Stärke" der Arten wird auf Konkurrenzerscheinungen zwischen den beiden sich jeweils in der Zygote gegenüberstehenden väterlichen und mütterlichen Plastidomen zurückgeführt, infolge einer verschiedenen Vermehrungsgeschwindigkeit der Plastidensorten. Wahrscheinlich ist dabei noch als zweiter Faktor eine verschiedene Intrabilität der Eizellen der einzelnen Arten für die Plastiden der Spermazellen mitbeteiligt.

Die Vermehrungsgeschwindigkeit der Plastiden ist von den Genomen, unter denen sie leben, weitgehend unabhängig und liegt in ihnen selbst begründet. Die Genome haben aber offenbar auf sie einen mehr oder

weniger stark modifizierenden Einfluß. Innerhalb der Arten sind Genome und Plastiden so aneinander angepaßt, daß Arten mit hoher plastideneigener Vermehrungsgeschwindigkeit auch Genome besitzen, die in Richtung hoher Vermehrungsgeschwindigkeiten wirken, und umgekehrt. Stellt man Arten her mit den Plastiden einer starken (schwachen) und dem Genom einer schwachen (starken) Art, so nimmt die Vermehrungsgeschwindigkeit einen Mittelwert an.

Zellen, die Plastiden des Vaters und der Mutter gemeinsam enthalten („gemischte" Zellen), finden sich in den ersten Blättern aller bunten Sämlinge. Etwa vom 5. Blatt an fehlen sie gewöhnlich völlig. Die Entmischung ist also sehr schnell beendet.

Eine Verarmung an Plastiden in den Zellen, die die Plastidenformen mit der geringeren Teilungsfrequenz besitzen, kommt nur in Ausnahmefällen (z. B. in der *hookerivelutina*) vor, wenn die Unterschiede sehr groß werden. Plastidenfreie Zellen treten aber auch da niemals auf. Es sind jedoch die Areale, die die in ihrer Teilungsfähigkeit so stark gehemmten Plastiden enthalten, in ihrem Flächenwachstum benachteiligt, da offenbar die Plastidenteilung ein die Zellteilung begrenzender Faktor ist.

Die vorstehenden Untersuchungen wurden in den Jahren 1949—1952 im Botanischen Institut der Universität München ausgeführt; meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Renner, bin ich für das große Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, und für seine stetige Hilfe zu größtem Dank verpflichtet. Zutiefst danke ich auch meinen Eltern, die mir unter größten Opfern die Durchführung meines Studiums ermöglicht haben.

Literatur.

Baerecke, M. L.: Zur Genetik und Cytologie von Oenothera ammophila Focke, Bauri Boedijn, Beckeri Renner, parviflora L., rubricaulis Klebahn, silesiaca Renner. Flora (Jena) **138**, 57—92 (1944). — Bauer, L.: Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte und Physiologie der Plastiden von Laubmoosen. Flora (Jena) **136**, 30—84 (1942). — Baur, E.: Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „varietates albomarginatae hort." von Pelargonium zonale. Z. Vererbungslehre **1**, 330—351 (1909). — Budde, H.: Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Blattes auf Grund volumetrischer Messungen. Bot. Arch. **4**, 443—487 (1923). — Cienkowski, L.: Zur Entwicklungsgeschichte der Myxomyceten. Jb. wiss. Bot. **3**, 325—337 (1863). — Conard, A.: Dans la plantule de Degagnya maiuscula (Kütz) Conard (= Spirogyra maiuscula Kütz) les cytoplasmes gardent leur individualité. C. r. Soc. Biol. Paris **108**, 1172—1174 (1931). — Correns, C.: Vererbungsversuche an buntblättrigen Sippen. I. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. **34**, 585—610 (1919). — Vererbungsversuche an buntblättrigen Sippen. VI. u. VII. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. **33**, 460—486 (1922). — Über nichtmendelnde Vererbung. Z. Vererbungslehre Suppl. **1**, 131—168 (1928). — Nicht mendelnde Vererbung. In Handbuch der Vererbungswissenschaft, Bd. II, H, S. 1—159. Berlin 1937. — Funaoka, S.: Beiträge zur Kenntnis der Anatomie panaschierter Blätter. Biol. Zbl. **44**, 343—384 (1924). — Gregory, R. P.: On variegation in Primula sinensis. J. of Genet. **4**, 305—321 (1915). — Harte, C.: Zytologisch-genetische Untersuchungen an spaltenden Oenotheren-Bastarden. Z. Vererbungslehre **82**, 495—640 (1948). — Heitz, E.: Unter-

suchungen über die Teilung der Chloroplasten nebst Beobachtungen über Zellgröße und Chromatophorengröße. Diss. Heidelberg 1922. — Lebendbeobachtung der Zellteilung bei Anthoceros und Hymenophyllum. Ber. dtsch. bot. Ges. **60**, 28—36 (1942). — Hoeppener, E., u. O. Renner: Genetische und zytologische Oenotherenstudien. I. Z. Vererbungslehre **49**, 1—25 (1929a). — Genetische und zytologische Oenotherenstudien. II. Bot. Abh., herausgeg. v. K. Goebel, H. 15. 1929b. — Imai, Y.: Chlorophyll variegations due to mutable genes and plastids. Z. Vererbungslehre **71**, 61—83 (1936). — The behaviour of the plastid as a hereditary unit: The theory of the plastogene. Cytologia **1937**, 934—947 (Fujii-Jub.-Bd.). — Ishikawa, M.: Studies on the embryo sac and fertilization in Oenothera. Ann. of Bot. **32**, 279—317 (1918). — Kaienburg, A.: Zur Kenntnis der Pollenplastiden und der Pollenschlauchleitung bei einigen Oenotheraceen. Planta (Berl.) **38**, 377 bis 430 (1950). — Krumbholz, G.: Untersuchungen über die Scheckung der Oenotherenbastarde. Jena. Z. Naturwiss. **62**, 187—260 (1925). — Küster, E.: Über Plasmapfropfungen. Beiträge zur entwicklungsmechanischen Anatomie der Pflanzen, H. 2. Jena 1939. — Lander, C.: The relation of the plastid to nuclear division in Anthoceros laevis. Amer. J. Bot. **22**, 42—51 (1935). — Meyer, A.: Über Stärkekörner, welche sich mit Jod rot färben. Ber. dtsch. bot. Ges. **4**, 337—362 (1886). — Michaelis, P.: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an Epilobium. III. Planta (Berl.) **23**, 489—508 (1935). — Prinzipielles und Problematisches zur Plasmavererbung. Biol. Zbl. **68**, 173—195 (1949). — Michel, W.: Über die experimentelle Fusion pflanzlicher Protoplasten. Arch. Zellforsch. **20**, 230—252 (1937). — Noack, Ko. L.: Untersuchungen über die Individualität der Plastiden bei Phanerogamen. Z. Bot. **13**, 1—35 (1921). — Vererbungsversuche mit buntblättrigen Pelargonien. Verh. physik.-med. Ges. Würzburg, N. F. **49**, 45—93 (1924). — Oehlkers, F.: Crossing over bei Oenothera. Z. Bot. **26**, 385—430 (1933). — Okada, Y. K.: Transplantationsversuche an Protozoen. Arch. Protistenkunde **69**, 39—94 (1930). — Renner, O.: Befruchtung und Embryobildung bei Oenothera Lamarckiana und einigen verwandten Arten. Flora (Jena) **107**, 115—150 (1915). — Versuche über die gametische Konstitution der Oenotheren. Z. Vererbungslehre **18**, 121—294 (1917). — Eiplasma und Pollenschlauchplasma als Vererbungsträger bei den Oenotheren. Z. Vererbungslehre **27**, 235—237 (1922). — Die Scheckung der Oenotherenbastarde. Biol. Zbl. **44**, 309—336 (1924). — Untersuchungen über die faktorielle Konstitution einiger komplexheterozygotischer Oenotheren. Bibl. Genet. **9**, 1—168 (1925). — Artbastarde bei Pflanzen. In Handbuch der Vererbungswissenschaften Bd. II, A, S. 1—161. Berlin 1929. — Die pflanzlichen Plastiden als selbständige Elemente der genetischen Konstitution. Ber. sächs. Akad. Wiss., Math.-phys. Kl. **86**, 241—266 (1934). — Zur Kenntnis der nichtmendelnden Buntheit der Laubblätter. Flora (Jena) **130**, 218—290 (1936a). — Wilde Oenotheren in Norddeutschland. Flora (Jena) **131**, 182—226 (1936b). — Zur Kenntnis der Plastiden- und Plasmavererbung. Cytologia **1937**, 644—653. (Fujii-Jub.-Bd.) — Über Oenothera atrovirens Sh. et Bartl. und über somatische Konversion im Erbgang des cruciata-Merkmals der Oenotheren. Z. Vererbungslehre **74**, 91—224 (1938a). — Alte und neue Oenotheren in Norddeutschland. Feddes Repert. Beih. **100**, 94—105 (1938b). — Über das Crossing-over bei Oenothera. Flora (Jena) **136**, 117—214 (1942/43a). — Kurze Mitteilungen über Oenothera. V. Flora (Jena) **136**, 325—334 (1942/43b). — Über die Entstehung homozygotischer Formen aus komplexheterozygotischen Oenotheren. Z. Bot. **39**, 49—105 (1944). — Europäische Wildarten von Oenothera. II. Ber. dtsch. bot. Ges. **63**, 129—138 (1950). — Renner, O., u. Mitarb.: Zur Genetik von Oenothera und Epilobium. Z. Naturforsch. **7b**, 368—371 (1952). — Rhoades, M. M.: Unités biologiques douées de continuité génétique. Paris 1949. — Rudloff, K. F.: Zur Kenntnis der Oenothera purpurata und rubricaulis. Z. Vererbungslehre **52**, 191

bis 235 (1929). — Scherrer, A.: Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei Anthoceros. Flora (Jena) **107**, 1—56 (1915). — Schimper, A. F. W.: Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Bot. Ztg **41**, 105 (1883). — Schnarf, K.: Vergleichende Zytologie des Geschlechtsapparates der Kormophyten. Monographien zur vergleichenden Zytologie, Bd. I. Berlin 1941. — Schötz, F.: Plastidenvererbung. Naturwiss. Rdsch. **5**, 185—190 (1952). — Schratz, E.: Über Korrelationen zwischen Zellgröße und Chloroplastenmasse bei Moosen. Jb. wiss. Bot. **66**, 748—772 (1927). — Schwemmle, J., u. Mitarb.: Genetische und zytologische Untersuchungen an Eu-Oenotheren. Teil I—VI. Z. Vererbungslehre **75**, 358—800 (1938). — Stewart, W.: A study of the plastids in the cells of the mature sporophyte of Isoetes. Bot. Gaz. **110**, 281—300 (1948). — Stubbe, W.: Vergleichende genetische und zytologische Untersuchungen an verschiedenen Sippen von Oenothera suaveolens. Diss. München 1952. [Z. Vererbungslehre **85**, 180—209 (1953)]. — Vries, H. de: Die Mutationstheorie, Bd. I. Leipzig 1901. — Gruppenweise Artbildung. Berlin 1913.

Dr. rer. nat. Franz Schötz, (13b) München 38,
Menzinger Straße 67; Botan. Institut der Universität.

Planta, Bd. 43, S. 241—249 (1954).

ÜBER DIE ANWENDBARKEIT VON ALKALINITÄTS- UND CO_2-BESTIMMUNGEN ZUR BEURTEILUNG DER ASSIMILATION SUBMERSER PFLANZENBESTÄNDE.

Von

KARL WILH. KUCHAR, Wien.

Mit 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 21. September 1953.)

Einleitung.

Die Untersuchungen von RUTTNER (1948) und STEEMANN NIELSEN (1947) an Einzelpflanzen haben klar erwiesen, daß von vielen submersen Pflanzen Bicarbonate und freie Kohlensäure assimiliert werden können, von anderen hingegen — vor allem Moose gehören hierher — können Bicarbonate assimilatorisch nicht genutzt werden. Um Fragen dieser Art an *Pflanzenbeständen in natürlichen Wässern* studieren zu können, muß aber zuerst die Frage nach einer geeigneten Methodik geklärt werden.

RUTTNER bediente sich der Leitfähigkeitsmessung, die sich im Laboratorium beim Arbeiten mit relativ kleinen Versuchsgefäßen, wo es also auch darauf ankam, den Verbrauch des Versuchswassers möglichst einzuschränken, vorzüglich bewährte. Zur Untersuchung von Pflanzenbeständen an natürlichen Standorten, besonders in schwierigem Terrain, etwa im Gebirge, wird man aber wohl den bewährten Feldmethoden den Vorrang geben müssen.

Es liegt nahe, aus dem Verlauf der Alkalinitäts-Tageskurve zu erschließen, ob vom fraglichen Pflanzenbestand unter natürlichen Bedingungen Bicarbonate assimilatorisch verwertet werden können. Alkalinitätsmessungen sind einfach durchzuführen, sind an keine besondere Apparatur gebunden und können selbst an sehr entlegenen und schwer zugänglichen Pflanzenbeständen durchgeführt werden.

Um also festzustellen, unter welchen Umständen aus der Alkalinitäts-Tagesaufnahme auf die Bicarbonatassimilation geschlossen werden kann, und um zugleich festzustellen, wieweit die an Einzelpflanzen im Laboratorium gewonnenen Ergebnisse auf Pflanzenbestände in natürlichen Gewässern übertragbar sind, wählte ich einen *Calliergonella*-Bestand; durch die Untersuchung der Assimilation eines Moosbestandes unter natürlichen Verhältnissen sollte zugleich auch eine Vergleichsmöglichkeit geschaffen werden mit anderen Pflanzenbeständen, besonders der ebenfalls, wenn auch aus einer anderen Fragestellung heraus, untersuchten *Chara*-Bestände (KUCHAR 1954).

Die Unfähigkeit, Bicarbonate zu assimilieren, kommt nicht nur *Fontinalis* allein zu, sondern einer Reihe anderer Moose, selbst ausgesprochenen Landformen, und scheint also wohl eine unter den Moosen allgemein verbreitete Eigenschaft zu sein. Daher stand mit aller Wahrscheinlichkeit zu erwarten, daß *Calliergonella cuspidata*, über welches bisher diesbezügliche Angaben fehlten, ebenfalls zu diesem Assimilationstypus gehört. *Chara*-Bestände hingegen, deren Befähigung zur Bicarbonatassimilation aus meinen Untersuchungen mit aller Wahrscheinlichkeit hervorgeht, würden also den anderen Assimilationstypus repräsentieren.

Der Standort und die Tagesaufnahmen.

Der Standort ist ein 155 cm tiefer, auf einer feuchten Wiese gelegener Tümpel mit Quellwasserspeisung, bis nahezu zum Rande mit Wasser gefüllt; das überschüssige Wasser leitet ein kleines Rinnsal ab. Die Oberfläche ist rechteckig, von den Ausmaßen $3{,}5 \times 1{,}5$ m, der Quotient F/T (F = Wasserfläche, T = Wasserstand, vgl. KUCHAR 1950) beträgt 0,04. Blütenpflanzen fehlen. Die Ränder sind am Wasserspiegel und knapp darunter von dichten Polstern von *Calliergonella cuspidata* (L.) LOESKE ausgekleidet; an der Oberfläche, vor allem in Randnähe, schwimmen dichte Watten von *Oedogonium sociale* WITTR., darin eingestreut *Oedogonium suecicum* WITTR.

Die chemische Analyse des Wassers der oberen Schichten vom 10. August 1950:

Schwefelwasserstoff	nicht nachweisbar
Gesamthärte	18,5° dH
Ammoniak	0,02 mg/l $NH_4^{\cdot}$
Nitrit	nicht nachweisbar
Nitrat	0,3 mg/l NO_2'
Phosphat	0,08 mg/l PO_4'''
Ferroverbindungen	Spuren
Ferriverbindungen	1,8 mg/l Fe^{III}

Die Temperatur. Über die Temperatur, die ansonsten hier so verläuft wie in ähnlichen Fällen, ist vor allem zu sagen, daß die Wassertemperatur in der Regel bereits fällt, während die Lufttemperatur das Maximum noch nicht erreicht hat (Abb. 1).

Die Wasserstoffionenkonzentration. Der Schwankungsbereich der p_H-Werte liegt zwischen 7,2 und 7,8 (Abb. 1). Morgens fällt das p_H etwas, alsbald aber steigt es langsam an, erreicht am Nachmittag das Maximum, um dann wiederum abzufallen. Die Kurve verläuft also ganz ähnlich wie jene, die ich für Cha 2, einen CO_2- und bicarbonatreichen *Chara*-Standort, beschrieben habe, doch sei hervorgehoben, daß im Cha 2 die Alkalinität, im Gegensatz zu dem hier beschriebenen Gewässer, erheblichen Tagesschwankungen unterworfen ist.

Alkalinität. In der *Chara*-Arbeit habe ich bereits einen Standort, ein *Chara*-Gewässer, beschrieben, das durch sehr niedrigen CO_2- und den ebenfalls sehr niedrigen Bicarbonatgehalt ausgezeichnet ist (Alkalinität um 1); die Alkalinität verändert sich während der Assimilationstagesperiode nahezu nicht. Im vorliegenden Falle bewahrt nun die Alkalinität ebenfalls tagsüber nahezu gleiches Niveau, doch hat sie hier den Wert von rund 6, ist also ziemlich hoch. Daraus ist nun ersichtlich, daß die Konstanz des Bicarbonatspiegels während der Assimilationstagesperiode keineswegs nur auf Gewässer mit niedriger Alkalinität beschränkt ist, sondern auch bei hoher Alkalinität vorkommen kann.

Sauerstoff. Der Sauerstoffgehalt bewegt sich zwischen 5 und 50% der Sättigung. Die Kurve zeigt einen langsamen steten Anstieg: am Nachmittag, während die Temperatur bereits den Höhepunkt überschritten hat und im Abklingen begriffen ist, wird das Sauerstoffmaximum erreicht; dann folgt langsamer Abfall. Ähnlichen Verlauf fand ich auch im CO_2- und bicarbonatarmen *Chara*-Gewässer Cha 1, dessen Alkalinitätsniveau ebenso wie in diesem Falle keinen Schwankungen unterworfen ist. In anderen Standorten waren die Sauerstoffschwankungen höchst unregelmäßig, meist mit vormittägigem Maximum, dem, trotz intensiver Assimilation der Pflanzenbestände, ein starker O_2-Rückgang folgte. Nach erreichtem Minimum am Nachmittag stieg der Sauerstoffgehalt neuerdings stark an.

In den bisher untersuchten Fällen war es also so, daß in Standorten, deren Alkalinitätsspiegel während der Assimilationszeit gleich und unverändert bleibt, die Sauerstoffkurve den regelmäßigen, ungestörten Verlauf zeigt; unabhängig von der Höhe des Bicarbonatgehalts: im Cha 1 ist er gering, im *Calliergonella*-Gewässer hoch.

Kohlensäure. Der Gehalt an gesamter freier Kohlensäure bewegt sich zwischen 20 und 60 mg/l. Während der Assimilation nimmt er allmählich ab, vom Minimum am Nachmittag, das mit dem Sauerstoff- und p_H-Maximum zusammenfällt, hebt sich der CO_2-Gehalt etwas. Somit hat der CO_2-Gehalt gegensinnigen Verlauf zum Sauerstoff und p_H. Sehr bemerkenswert ist nun, daß der Betrag an zugehöriger Kohlensäure während der ganzen Assimilationstagesperiode nicht gedeckt erscheint; dennoch bleibt der Bicarbonatgehalt auf gleicher Höhe und daraus mag ersichtlich sein, daß trotz in diesen Bereichen ziemlich hohen CO_2-Schwankungen — die Differenz beträgt 20 mg/l und darüber — der Bicarbonatgehalt unverändert bleibt.

Besprechung.

Bevor auf eine nähere Besprechung eingegangen wird, soll kurz auf Beobachtungen, die in anderem Zusammenhang an 2 *Chara*-Standorten gemacht wurden, hingewiesen werden.

Der eine *Chara*-Standort, Cha 1, gekennzeichnet durch sehr niedrigen Kohlensäuregehalt und geringe Alkalinität, um 1, zeigt keine Schwankungen dieser beiden Faktoren. Die CO_2- und Alkalinitätskurven verlaufen annähernd parallel zur Abszisse. Die Sauerstoffkurve hat gleichmäßigen Verlauf und gibt ein gutes Bild über die Assimilationsleistung des Bestandes: der Sauerstoffgehalt — er schwankt zwischen 60 und 140% der Sättigung — steigt zunächst langsam an, erreicht am Nachmittag den Höchstwert und klingt dann, etwas rascher, ab. Die p_H-Kurve fällt langsam bis zum Minimum um die Mittagszeit und steigt sodann ebenso langsam.

Im anderen *Chara*-Standort, Cha 2 — der CO_2- und Bicarbonatgehalt ist bedeutend — zeigt die Kohlensäure erhebliche Schwankungen. Sie nimmt ziemlich gleichmäßig ab, steigt aber nach erreichtem Minimum am Nachmittag stark an. Ebenfalls starken, zur Kohlensäure gleichsinnigen Schwankungen ist die Alkalinität unterworfen, nur fällt sie anfangs langsamer; erst am späteren Vormittag erfolgt der Abfall rascher; der dann einsetzende Anstieg verläuft ziemlich steil. Die Sauerstoffkurve kann in keiner Weise zur Beurteilung der Assimilationsleistung herangezogen werden. Hingegen stimmt die p_H-Kurve gut mit der Alkalinität und Kohlensäure überein, sie zeigt gegensinniges Verhalten, erreicht also ziemlich gleichzeitig mit dem CO_2- und Alkalinitätsminimum ihre Höchstwerte.

Gleichbleibendem Bicarbonatspiegel wie im Cha 1 und der Sauerstoffkurve, die allmählichen Anstieg bis zum Maximum am Nachmittag zeigt mit darauffolgendem Absinken, begegnen wir auch in unserem *Calliergonella*-Gewässer. Die *Höhe* des Bicarbonatgehaltes indessen, sowie der hohe CO_2-Gehalt mit erheblichen Schwankungen und deren Verlauf, ferner die p_H-Kurve mit dem Maximum am Nachmittag, das mit dem CO_2-Minimum zusammenfällt, erinnern an Cha 2.

Auch an anderer Stelle (KUCHAR 1954) habe ich die Frage erörtert, wie weit man Sauerstoffkurven zur Beurteilung photosynthetischer Leistung in natürlichen Wässern heranziehen darf. Auf Grund von Untersuchungen an den 2 *Chara*-Beständen, ferner an einem *Potamogeton*- und unserem *Calliergonella*-Gewässer hat sich herausgestellt, daß in einem Falle O_2-Messungen gute Assimilationsbilder zu liefern vermochten, im anderen aber Kurven zustande kamen, die in keiner Weise in Einklang mit der CO_2- und auch Alkalinitäts- bzw. p_H-Kurve zu bringen waren. Wenngleich die Schwankungen des Sauerstoffgehaltes in solch einem Fall einige Anhaltspunkte für die Assimilationsintensität zu liefern vermögen, kann man sich aus dem Kurven*typus* keinerlei Bilder über den Assimilations*verlauf* machen.

Der Kurven*typus* des Sauerstoffes zeigt zwar keine unmittelbaren Zusammenhänge mit der Assimilation und dem Verkrautungsgrad, wohl

aber mittelbare; insofern nämlich als er in den vier Standorten mit typischen Alkalinitätskurven einhergeht. Der Verlauf der Alkalinitäts-Tagesschwankungen hingegen hängt unmittelbar mit der Pflanzenassoziation zusammen, und damit scheint die Querverbindung Kurven*typus* des Sauerstoffes — Pflanzenbestand hergestellt zu sein. Bei

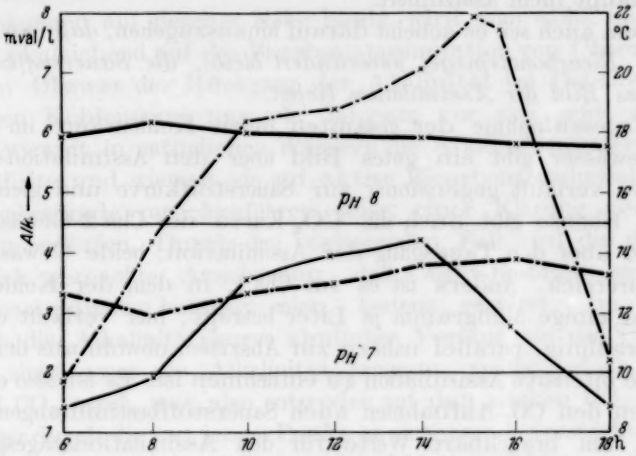

Abb. 1. Temperatur (Luft –·–·–, Wasser ———), Alkalinität ——— und pH –·–·– im Tagesverlauf.

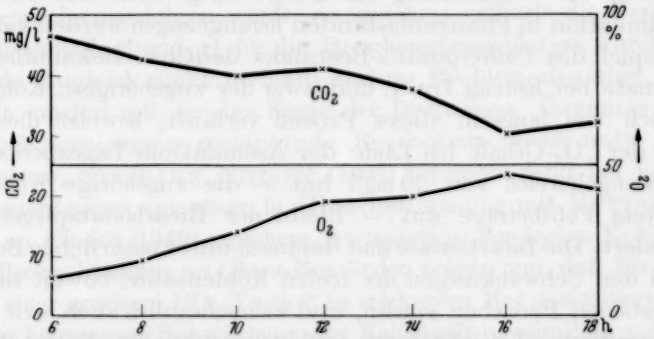

Abb. 2. Gesamte freie Kohlensäure ——— und Sauerstoffgehalt ——— im Tagesverlauf.

gleichbleibendem Alkalinitätsspiegel, unabhängig von der *Höhe* des Bicarbonatgehaltes, im Cha 1 ist er niedrig, im *Calliergonella*-Gewässer hoch, steigt der Sauerstoffgehalt allmählich und gleichmäßig, erreicht am Nachmittag das Maximum und klingt sodann ab; dieser Kurventypus entspricht durchaus der Assimilationsleistung des Bestandes. *Wechselnder* Alkalinität hingegen entspricht ein anderes Kurvenbild des Sauerstoffgehaltes: ein Maximum am Vormittag, das bis in die Mittagsstunde hinaufgerückt sein kann, anschließend Abfall bis zum Minimum am Nachmittag mit darauffolgendem neuerlichem Anstieg. In

beiden Fällen mit konstantem Alkalinitätsniveau sind verschiedene Ursachen für diese Erscheinung verantwortlich: im *Chara*-Bestand bleibt der Bicarbonatspiegel aller Wahrscheinlichkeit nach deshalb unverändert, weil das Fehlende dauernd von den Carbonaten ergänzt wird, im *Calliergonella*-Bestand hingegen werden die Bicarbonate offenbar überhaupt nicht assimiliert.

Wie dem auch sei, es scheint darauf hinauszugehen, *daß immer dann, wenn der Bicarbonatspiegel unverändert bleibt, die Sauerstoffkurve ein brauchbares Bild der Assimilation liefert.*

Die Tagesaufnahme der gesamten freien Kohlensäure im *Calliergonella*-Gewässer gibt ein gutes Bild über den Assimilationsverlauf. Die Kurve verläuft gegensinnig zur Sauerstoffkurve und gleichsinnig zum p_H. Ebenso gibt auch die CO_2-Kurve des Cha 2-Gewässers ein gutes Bild über den Tagesgang der Assimilation; beide Gewässer sind kohlensäurereich. Anders ist es im Cha 1, in dem der Kohlensäuregehalt nur einige Milligramm je Liter beträgt; hier verläuft die CO_2-Kurve geradlinig, parallel nahezu zur Abszisse, obwohl aus der Sauerstoffkurve intensive Assimilation zu entnehmen ist. Es ist also erforderlich, neben den CO_2-Aufnahmen auch Sauerstoffbestimmungen durchzuführen, um brauchbare Werte für den Assimilationstagesgang zu erhalten, namentlich aber dann, wenn der CO_2-Gehalt an sich gering ist.

Wieweit die Veränderung des Bicarbonatgehaltes zur Beurteilung der Assimilation in Pflanzenbeständen herangezogen werden kann, wird am Beispiel des *Calliergonella*-Bestandes deutlich. Bekanntlich fallen Bicarbonate bei Entzug freier, und zwar der zugehörigen, Kohlensäure aus; doch wie langsam dieser Prozeß verläuft, beweist dieser Fall. Obwohl der CO_2-Gehalt im Laufe der Assimilations-Tagesperiode einen Schwankungsbereich von 20 mg/l hat — die zugehörige Kohlensäure weist stets Fehlbeträge auf — bleibt der Bicarbonatspiegel nahezu unverändert. Die Bicarbonate sind demnach unter natürlichen Bedingungen von den Schwankungen der freien Kohlensäure, soweit sie in den hier gegebenen Bereichen spielen, und wahrscheinlich auch weit darüber hinaus, weitgehend unabhängig, und daher kann in diesem Falle *die Bicarbonatkurve als Maß der Bicarbonatassimilation dienen.* Diese Beobachtung ist im Rahmen dieser Untersuchung insofern von Bedeutung, als sie erwarten läßt, daß in Pflanzenbeständen, also in natürlichen Gewässern, die Bicarbonatassimilation in entsprechenden Veränderungen der Alkalinität ihren Ausdruck findet. Das eben Gesagte bezieht sich aber nur auf Gewässer mit relativ hoher Alkalinität. Im Cha 1, einem bicarbonatarmen Gewässer nämlich, verläuft die Tageskurve parallel zur Abszissenachse, in diesem Falle jedoch aus ganz anderen Gründen.

Die O_2- wie die CO_2-Kurve geben übereinstimmend ein gutes Bild über die Assimilation des *Calliergonella*-Bestandes. Das p_H verhält sich

gegensinnig zum CO_2, entspricht also durchaus den theoretischen Forderungen. Nun wird aber die Alkalinität nicht verändert, und demnach dürfen wir wohl den Schluß ziehen, daß die freie Kohlensäure wohl assimiliert wird, Bicarbonate hingegen nicht.

Aus der Tatsache, daß also in natürlichen Wässern bei Nichtverwertbarkeit der Bicarbonate die Alkalinität trotz erheblicher CO_2-Schwankungen auf gleicher Höhe bleibt, wird man wohl, ohne fehlzugehen, vergleichend auf die Bicarbonatassimilation von *Chara* schließen können. Obzwar der Rückgang der Alkalinität bei Defiziten der zugehörigen Kohlensäure nur sehr langsam vor sich geht, schien die Frage, wieweit in natürlichen Wässern die Alkalinitätsänderungen auf CO_2-Defizite und wieweit sie auf aktive Bicarbonatassimilation durch Pflanzenbestände zurückzuführen seien, einer Klärung von anderer Seite zu bedürfen. Durch den vorliegenden Fall wird die dort wahrscheinlich gemachte Anschauung, daß *Chara*-Bestände zur aktiven Bicarbonatspaltung befähigt seien, bestens gestützt. Im Cha 2 hat nämlich die Alkalinitätskurve ähnlichen Verlauf wie die CO_2-Kurve. Zuerst sinkt zwar die Alkalinität langsam, später jedoch, ab etwa 40 mg/l CO_2 rasch, was also entweder auf den starken CO_2-Rückgang oder aber durch die von jenem Punkt an einsetzende verstärkte Bicarbonatassimilation zurückgeführt werden könnte. Schien es von vornherein wenig wahrscheinlich, daß die Bicarbonatfällung so rasch der CO_2-Verminderung folgen würde, so sprechen vollends die Verhältnisse im *Calliergonella*-Standort für die Bicarbonatassimilation durch *Chara*-Bestände. Zugleich rückt noch ein anderes Problem, das aber hier nur gestreift werden soll, in den Kreis der Diskussion. Österlind (1948) fand, daß *Scenedesmus quadricauda* Bicarbonate besser nutzt als freie Kohlensäure, Steemann Nielsen (1947) hingegen fand bei Versuchen mit *Myriophyllum spicatum*, in Übereinstimmung mit Ruttners Versuchen an *Elodea* (1949), raschere Assimilation der freien Kohlensäure. Meine Beobachtungen an *Chara*-Beständen zeigen nun, daß Bicarbonate erst ab einer gewissen CO_2-Tension in stärkerem Maß assimiliert werden, was aber keineswegs Schwächung der Kohlensäureassimilation nach sich zieht; somit scheint also die Frage nach der besseren Ausnützung in neues Licht gerückt: je nach dem gegenseitigen Verhältnis CO_2/Bicarbonate, zumindest in gewissen Konzentrationsbereichen, erfolgt stärkere oder schwächere Assimilation der Bicarbonate.

Das p_H ändert sich im *Calliergonella*-Standort keineswegs so wie im Cha 1 mit ebenfalls konstantem Alkalinitätsniveau, vielmehr hat die Kurve ähnlichen Verlauf wie im Cha 2 mit hohem und zugleich starken Schwankungen unterworfenem CO_2- und Bicarbonatgehalt.

Da der Bicarbonatspiegel auf gleicher Höhe bleibt und die an anderen Moosen gemachte Feststellung, daß sie zur Bicarbonat-

assimilation nicht fähig sind, auch hier ganz offenbar zuzutreffen scheint, kann der p_H-Anstieg nur auf CO_2-Abnahme zurückgeführt werden. Die Beobachtung, daß die Verschiebung der Reaktion ins Alkalische mit steigender Assimilationsintensität keineswegs die Werte erreicht, wie sie RUTTNER u. a. im Laboratoriumsversuch fanden und daß sie mit Hydroxydbildung — die ihrerseits ursächlich mit der Aufnahme von Bicarbonaten verbunden ist — einhergeht, könnte als weiterer Beweis für die Nichtassimilation von Bicarbonaten durch *Calliergonella* angesehen werden. Nun hält sich das p_H im Cha 2 mit beträchtlichen Alkalinitätsschwankungen innerhalb ähnlicher Schwankungsbereiche wie im *Calliergonella*-Tümpel; da aber dort mit aller Wahrscheinlichkeit Bicarbonatassimilation anzunehmen ist, müßte somit in *Chara*-Beständen entweder die Hydroxydbildung während der Bicarbonatassimilation unterbleiben, oder die Alkalisierung wirkt sich im relativ großen Wasservolumen freier Becken so wenig aus, daß sie eben nicht wahrgenommen werden kann. Jedenfalls ist nach den bisherigen Erfahrungen die p_H-Kurve zur Klärung der Frage nach der Bicarbonatassimilation in natürlichen Wässern nicht ohne weiteres verwertbar.

Zusammenfassung.

Um die Assimilation submerser Pflanzenbestände verfolgen zu können, genügen Tagesaufnahmen der Kohlensäure nicht; in Fällen, wo der durchschnittliche CO_2-Gehalt während des Tages nur einige Milligramm je Liter beträgt, verläuft die CO_2-Kurve nahezu parallel zur Abszisse, trotz intensiver Assimilation. Andererseits genügt auch die Aufnahme von Sauerstoffkurven nicht: die O_2-Kurve lieferte in den untersuchten Fällen nur dann ein brauchbares Bild, wenn die Alkalinität keinen Schwankungen unterworfen war; die Höhe der Alkalinität allein ist dafür ohne Bedeutung. Lediglich im *Calliergonella*-Gewässer mit gleichbleibender Alkalinität und zugleich hohem CO_2-Gehalt waren sowohl gute O_2- als auch CO_2-Kurven erzielbar. Um also ein gutes Bild von der Assimilation submerser Pflanzenbestände zu erhalten, ist es notwendig, sowohl CO_2- als auch Sauerstoffmessungen durchzuführen, falls man nicht vorzieht, die notwendigen Voraussetzungen zu beachten und dann jeweils nach den Gegebenheiten eine der beiden Methoden zu wählen.

Der Bestand von *Calliergonella cuspidata* ist in seinem natürlichen Standort genau so wie die im Laboratorium von RUTTNER untersuchten anderen Moose unfähig, Bicarbonate unmittelbar zu assimilieren, was sich darin äußert, daß der Bicarbonatspiegel unverändert bleibt. Sauerstoff, Kohlensäure und p_H zeigen in ihren Veränderungen ein gutes, übereinstimmendes Bild der Assimilationsleistung. Die Bicarbonatausfällung durch Verminderung des Kohlensäuregehaltes verläuft so

langsam, daß die Alkalinität während der Tagesassimilationsperiode von den CO_2-Änderungen innerhalb weiter Grenzen praktisch unberührt bleibt. Allenfalls auftretende Änderungen des Alkalinitätsspiegels können daher als Ausdruck der Bicarbonatassimilation gewertet werden.

Im bicarbonat- und CO_2-reichen *Chara*-Standort werden sowohl die freie Kohlensäure als auch die Bicarbonate assimiliert, beide Kurven zeigen entsprechenden, gleichsinnigen Verlauf. Im zweiten *Chara*-Standort hingegen, mit geringem Kohlensäuregehalt und geringer Alkalinität, hat die Alkalinität tagsüber konstantes Niveau und könnte das Unvermögen, Bicarbonate zu assimilieren, vortäuschen. Deshalb also kann die angewandte Methodik nur dann zur Beurteilung der Frage, ob ein Pflanzenbestand zur Bicarbonatassimilation befähigt ist, herangezogen werden, wenn die Alkalinität eine gewisse Grenze nicht unterschreitet. Bei geringer Alkalinität hingegen kann die Alkalinitätsbestimmung zur Beurteilung dieser Frage nur unter bestimmten Voraussetzungen oder überhaupt nicht herangezogen werden. p_H-Messungen geben in den untersuchten natürlichen Wässern keine Auskunft über die Bicarbonatassimilation.

Literatur.

KUCHAR, K.: Bakterien und Sauerstoff in Kleingewässern. Hydrobiologische Untersuchungen im Gebiet des Attersees. Arch. f. Hydrobiol. **44**, 15 (1950). — Photosynthese von *Chara*-Beständen bei geringem Kohlensäure- und Bicarbonatgehalt des Wassers. Planta **1954** (im Druck). — ÖSTERLIND, S.: Influence of low bicarbonate concentrations on the growth of a green alga. Nature (Lond.) **161** (1948). — RUTTNER, F.: Zur Frage der Karbonatassimilation der Wasserpflanzen. I. Die beiden Haupttypen der Kohlenstoffaufnahme. Österr. bot. Z. **94**, 265 (1948). — STEEMANN NIELSEN, E.: Photosynthesis of aquatic plants with special reference to the carbon-sources. Dansk bot. Ark. **12**, Nr 8, 1 (1947).

Dr. KARL WILHELM KUCHAR, Wien, Universität.

Planta, Bd. 43, S. 250—252 (1954).

Aus dem Biologischen Forschungsinstitut Limburg a. d. Lahn.

ZUR KÄLTEBEEINFLUSSUNG DER BLÜTENBILDUNG BEI LANGTAGPFLANZEN.

Kurze Mitteilung.

Von

FRIEDRICH LAIBACH und ADELE ZENKER.

(Eingegangen am 25. November 1953.)

Bei manchen Langtagpflanzen ruft eine vorübergehende Kältebehandlung während der vegetativen Entwicklungsphase eine „Umstimmung" hervor, durch die der Übergang in die generative Phase *vorverlegt* oder erst *ermöglicht* wird. Zur ersten Kategorie von Langtagpflanzen, bei denen also die Kältebehandlung die Blütenbildung fördert, gehören die *Winterannuellen*. Sie sind schon im embryonalen Zustand beeinflußbar. Zur zweiten Kategorie, bei der die Kältebehandlung zur Auslösung der Blütenbildung notwendig ist, gehören die *Zweijährigen*. Bei ihnen scheint der Embryo gegen die spezifische Kälteeinwirkung noch unempfindlich zu sein. Die „Umstimmung" durch Kälte bezeichnet man als *Jarowisation* (oder Vernalisation, verdeutscht: Versömmerung).

Während bei winterannuellen Langtagpflanzen eine Kältebehandlung gequollener Samen früheres Blühen veranlaßt, sollen sommerannuelle sich nicht jarowisieren lassen. Das gilt aber in dieser Verallgemeinerung nicht. Man hat nämlich festgestellt, daß *spät* fruchtende Sommergetreidesorten sich ähnlich wie die Wintergetreidesorten verhalten und wie diese durch Kältebehandlung zur früheren Blüte gebracht werden können, sogar bei gewissen *früh* reifenden Getreidesorten soll Jarowisierung erzielt werden können (vgl. SANKEWITSCH 1950).

Bei unseren Versuchen mit *Arabidopsis thaliana* (L.) HEYNH. haben wir zeigen können, daß auch bei dieser Crucifere jarowisierbare Sommerformen existieren. Wir haben in unserem *Arabidopsis*-Sortiment winterannuelle Sorten, z. B. *St* (Stockholm[1]), und sommerannuelle Sorten, darunter spät blühende, z. B. *Gr* (Graz), und früh blühende, z. B. *Di* (Dijon). Diese Sorten wurden nach 33tägiger Kältevorbehandlung (etwa + 3° C, dunkel) der gequollenen Samen zugleich mit nicht kältebehandelten Samen ausgesät. Das Ergebnis ist der Tabelle 1 zu entnehmen.

Die spät blühende sommerannuelle Sorte *Gr* läßt sich also genau so jarowisieren wie die winterannuelle Sorte *St*. *Gr* unterscheidet sich von *St* nur dadurch, daß sie bei *günstigen* Licht- und Temperaturbedingungen so früh zur Blüte gelangt, daß eine Kältebehandlung keine weitere Beschleunigung zur Folge hat, *St* jedoch unter den gleichen Bedingungen

[1] Herkunft der Sorte.

so spät und unwillig zur Blüte schreitet, daß sich die Kältebehandlung stark auswirkt. Bei Dauerlicht von hoher Intensität und bei gleichbleibender Wärme von etwa 23° C zeigte *Gr* schon nach 3 Wochen die ersten Blütenanlagen, *St* aber erst nach 17 Wochen; nach 5 Wochen hat *Gr* 100%ig Blüten angelegt, bei *St* wurden erst nach 21 Wochen vereinzelt Blütenanlagen beobachtet (vgl. hierzu LAIBACH 1951). Der Unterschied zwischen der winterannuellen Rasse *St* und der späten sommerannuellen Rasse *Gr* ist also nur ein quantitativer; die Ersetzbarkeit des Kälteeinflusses durch günstige Lichtbedingungen und die Ersetzbarkeit ungünstiger Lichtbedingungen durch Kälteeinfluß sind verschieden stark ausgeprägt. Bei den *frühen* sommerannuellen *Arabidopsis*-Rassen ist ein Kälteeinfluß auch bei ungünstigen Lichtbedingungen bisher nicht nachgewiesen. Ob sich unter genau definierten Kulturbedingungen (in einer Klimakammer) ein solcher Einfluß wird feststellen lassen, müßte geprüft werden.

Tabelle 1.

Rasse	Blühalter[1]	
	kältebehandelt	nicht kältebehandelt
St	26 Tage	nach 76 Tagen 0%
Gr	27 Tage	nach 75 Tagen 10%
Di	19 Tage	19 Tage

[1] Zahl der Tage nach der Keimung bis zum Sichtbarwerden von Blütenanlagen bei 50% der Versuchspflanzen.

Interessant ist es weiter, daß nicht nur sommerannuelle, sondern auch *ausdauernde* Langtagpflanzen sich wie Winterannuelle verhalten können. Nach Versuchen russischer Autoren sollen nämlich bei perennierendem Roggen und bei perennierender Gerste die nach Absterben der alten Fruchthalme am Leben bleibenden Seitenknospen durch Kältebehandlung in der Blütenbildung gefördert werden. Diese Pflanzen lassen sich also mehrmals jarowisieren (vgl. SANKEWITSCH 1950, S. 18).

Bei unseren winterannuellen *Arabidopsis*-Rassen *St* (Stockholm) und *Ko* (Kopenhagen) kommt es vor, daß nach dem Schossen der Hauptrosette und beginnender Blütenbildung die Seitenknospen vegetativ zu Rosetten austreiben, falls die Lichtverhältnisse für die Blütenbildung ungünstig geworden sind. Derartige Seitenrosetten können dann natürlich durch Verbesserung der Lichtverhältnisse nachträglich auch zur Blütenbildung gelangen, und diese kann — daran ist kaum zu zweifeln — durch Kältebehandlung gefördert werden. Es ist also auch bei *Arabidopsis* unter Umständen eine wiederholte Jarowisierung möglich.

Es gibt also winterannuelle, sommerannuelle und ausdauernde Langtagpflanzen, bei denen durch Kältebeeinflussung die Blütenbildung gefördert, d. h. auf ein früheres Entwicklungsstadium vorverlegt werden kann.

Wenn man unsere winterannuelle *Arabidopsis*-Rasse *St* im Gewächshaus überwintert, blüht sie im Frühjahr genau so willig, als wenn sie im Freien überwintert wird. Dabei sank im Winter 1952/53 die Temperatur

im Gewächshaus nicht unter + 9° C. Mit *St* zusammen überwinterten wir in diesem Winter 2 Schalen mit Pflanzen von *Arabis hirsuta* L., eine im Gewächshaus, eine im Freiland. Das Saatgut war im Gschnitztal (Tirol) 1951 gesammelt. Im Frühjahr 1953 blühten alle im Freien überwinterten *Arabis*-Pflanzen, von den im Gewächshaus verbliebenen zeigte aber keine einzige Blütenanlagen. *Arabis hirsuta* (wenigstens unsere aus Samen alpiner Provenienz stammenden Pflanzen) verhält sich also wie eine zweijährige Pflanze, etwa wie die von Melchers und Mitarbeitern genau studierte zweijährige Form von *Hyoscyamus niger* L.; sie ist aber *ausdauernd* und nach dem Absterben des Fruchtstengels treiben im Frühsommer die Seitenknospen zu Rosetten aus. Jetzt im Herbst sind die Pflanzen ebenso frisch wie die im Gewächshaus nicht zur Blüte gelangten. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß sie, wenn sie wieder zum Blühen gebracht werden sollen, erneut jarowisiert werden müssen. Der Versuch ist in Gang gesetzt.

Es gibt sicherlich vor allem unter den ausdauernden Alpenpflanzen, die erst im Frühjahr des Blühjahres und nicht schon im Jahre vorher ihre Blüten anlegen, viele, die der Kälteeinwirkung bedürftig sind, um blühreif zu werden.

Die Bezeichnungen: „sommerannuell", „winterannuell", „zweijährig" sind von ökologischen Gesichtspunkten aus geschaffen worden. Von rein entwicklungsphysiologischem Standpunkt aus gibt es bezüglich der Beeinflussung der Blütenbildung durch Kälte *3 Kategorien von Langtagpflanzen: kälteunabhängige, kältegeförderte und kältebedürftige.* In allen 3 Kategorien sind hapaxanthe und pollakanthe Pflanzen vertreten. Zu den kälteunabhängigen Pflanzen gehören: einjährige, mehrjährige und ausdauernde, zu den kältegeförderten: sommerannuelle, winterannuelle und ausdauernde und zu den kältebedürftigen: zweijährige und ausdauernde. Zwischen den extrem kälteunabhängigen und den extrem kältebedürftigen steht die Gruppe der kältegeförderten Pflanzen, die nach dem Grad ihrer Jarowisierbarkeit in einzelne Untertypen gestaffelt ist. Ob die *schwach* kältegeförderten Typen durch Übergänge mit den kälteunabhängigen Langtagpflanzen verbunden sind und ob die *stark* geförderten Typen Übergänge zu den kältebedürftigen Pflanzen darstellen, bleibt unentschieden.

Eine ausführliche Arbeit von A. Zenker über die Versuchsergebnisse, die zu diesen Folgerungen geführt haben, erscheint später in den „Beiträgen zur Biologie der Pflanzen".

Literatur.

Laibach, F.: Über sommer- und winterannuelle Rassen von *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Beitr. Biol. Pflanz. **28**, 173 (1951). — Sankewitsch, E.: Die Arbeitsmethoden der Mitschurinschen Pflanzenzüchtung. Stuttgart: Eugen Ulmer 1950.

Prof. F. Laibach, Limburg a. d. Lahn, Westerwaldstraße 3.

Aufnahmebedingungen.

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photos.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse im Umfang von im allgemeinen höchstens 1 Seite anzufügen.

Biographien von Pflanzensippen

Von Dr. **Rudolf Scharfetter,** tit. o. Professor an der Universität Graz. Mit 80 Textabbildungen. XIII, 546 Seiten 8°. 1953. (W)

DM 34.70; Ganzleinen DM 37.50

Inhaltsverzeichnis: Vorwort, zugleich Einleitung. — Schriftenhinweise. — Die Geschichte einzelner Sippen. Coniferae. Betulaceae. Fagaceae. Juglandaceae. Salicaceae. Ulmaceae. Urticaceae. Buxaceae. Aristolochiaceae. Ranunculaceae (Helleboroideae, Ranunculoideae). Violaceae. Guttiferae. Rosaceae. Tiliaceae. Aceraceae. Hippocastaneae. Balsaminaceae. Aquifoliaceae. Rhamnaceae. Araliaceae. Primulaceae. Ericaceae. Lentibulariaceae. Labiatae. Globulariaceae. Gentianaceae. Apocynaceae. Oleaceae. Caprifoliaceae. Campanulaceae. Compositae. Liliaceae. – Allgemeiner Teil: Pflanzengeschichte als selbständige Teilwissenschaft der Botanik. Die Quellen der Pflanzengeschichte. Phylogenie und Geschichte der Sippen. Zur Methodik der Pflanzengeschichtsschreibung. — Die Verbreitung der Sippen. Massenzentrum. Entwicklungszentrum. Genzentrum. Einstige und heutige Verbreitung. Die Phasen der Arealentwicklung. Die nacheiszeitliche Rückwanderung. Arealbildung und Sippenbildung. Merkmalsgeographie. Verbreitungsregeln. — Pflanzenschicksale. Kosmische Veränderungen. Wirkungen der Veränderungen auf die Pflanzenwelt. — Über die Lebensformen. Einleitung. Die Lebensformen der Blütenpflanzen. — Biologie. Blütenbiologie. Verbreitungsbiologie. — Soziologie. — Phänologie. Rhythmik. Der Johannistrieb, seine Wachstumsweise und Verzweigung. Tropische und extratropische Sproßbildung. Heterophyllie der Johannistriebe. Zwangsrhythmik der Stauden. Laubfall und Laubausbruch. Die phänologischen Methoden der Heimatbestimmung. — Photoperiodizität. — Polyploidie und Apogamie. Allgemeines. Die Entstehung polyploider Sippen. Chromosomenzahl. Polyploidie und Verbreitung der Pflanzen. Polyploidie und Wuchsform. Polyploidie und phylogenetisches Alter. Polyploidie und Entwicklung der Pflanzenwelt. Apogamie. — Nachwort, zugleich Selbstkritik. — Schrifttumshinweise.

SPRINGER-VERLAG / WIEN

Anleitungen für die chemische Laboratoriumspraxis

Zuletzt erschien:

Sechster Band: **Gegenstromverteilung**

Von Dozent Dr. **H. M. Rauen** und Dr. **W. Stamm,** Frankfurt a. M. Mit 65 Abbildungen. VII, 81 Seiten Gr.-8°. 1953. DM 12.80

Inhaltsübersicht: I. Einleitung. II. Der Nernstsche Verteilungssatz. III. Theorie der Verteilung. IV. Experimentelle Bestimmung des Verteilungskoeffizienten und Analyse von Gegenstromverteilungen. V. Das Verfahren. VI. Die verschiedenen Methoden der Gegenstromverteilung. VII. Die mathematische Behandlung der Gegenstromverteilung. VIII. Die Leistungsfähigkeit der Gegenstromverteilung. IX. Anwendungsbeispiele. Literatur. Sachverzeichnis.

Die Gegenstromverteilung, eine Methode, die erst vor wenigen Jahren in den USA entwickelt wurde, ist heute aus dem Schatz der Laboratoriumsmethoden nicht mehr wegzudenken. Sie erlaubt die Trennung winziger Mengen von Substanzgemischen ohne Veränderung der Komponenten und hat in der analytischen, organischen, biologischen Chemie, aber auch in der präparativen Chemie (Chemie der Naturstoffe!) tausendfache Anwendung gefunden. In vorliegender Monographie, der ersten über diesen Gegenstand überhaupt, entwickelt der Verfasser die theoretischen Grundlagen und gibt, gestützt auf zahlreiche praktische Beispiele, die unmittelbar nachgearbeitet werden können, einen Überblick über den Bereich der Anwendbarkeit der Methode.

Früher erschienen:

Erster Band: **Chemische Spektralanalyse**

Eine Anleitung zur Erlernung und Ausführung von Spektralanalysen im chemischen Laboratorium. Von Professor Dr. **W. Seith,** Buldern über Dülmen, und Dr. **K. Ruthardt,** Hanau. Vierte, verbesserte Auflage. Mit 106 Abbildungen im Text und einer Tafel. VII, 173 Seiten 8°. 1949. DM 16.50

Zweiter Band: **Kolorimetrie und Spektralphotometrie**

Eine Anleitung zur Ausführung von Absorptions-, Fluoreszenz- und Trübungsmessungen an Lösungen. Von **Gustav Kortüm.** Dritte Auflage in Vorbereitung

Vierter Band: **Polarographisches Praktikum**

Von Professor **J. Heyrovský.** Mit 90 Abbildungen im Text. VI, 118 Seiten 8°. 1948. DM 8.40

Fünfter Band: **Der Raman-Effekt**

und seine analytische Anwendung. Von Dr. **Walter Otting,** Max Planck-Institut für medizinische Forschung, Heidelberg, Institut für Chemie. Mit 33 Abbildungen. VI, 161 Seiten 8°. 1952. DM 12.60

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Diesem Heft liegt ein Prospekt des Springer-Verlages, Berlin - Göttingen - Heidelberg, bei.

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg.
Printed in Germany.